

Untersuchungen zum Wirtszyklus von
Apatemon Cobitidis v. Linstow 1890
(Trematoda) mit besonderer Berücksichtigung
des zweiten Zwischenwirtes, Cottus Gobio L.

Johanna Bibelriether

Disbui. München
1988



Aus dem Institut für Zoologie und Hydrobiologie
der Tierärztlichen Fakultät München

Vorstände: Prof. Dr. M. Ruf und Prof. Dr. Dr. habil. W. Ahne
Arbeit angefertigt unter der Leitung von Prof. Dr. Dr.
habil. R. Hoffmann

UNTERSUCHUNGEN ZUM WIRTSZYKLUS VON APATEMON COBITIDIS V.
LINSTOW 1890 (TREMATODA) MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DES
ZWEITEN ZWISCHENWIRTES, COTTUS GOBIO L.*

Inaugural - Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

von
Johanna Bibelriether
aus
Spiegelau

München 1988

*Die Untersuchungen wurden mit Mitteln des Bayerischen
Staatsministeriums für Landesentwicklung und Umweltfragen
gefördert, und von der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden
unterstützt.

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät
der Universität München

Dekan: Prof. Dr. M. Rüsse

Referent: Prof. Dr. Dr.habil. R. Hoffmann

Korreferent: Prof. Dr. M.-A. Hasslinger

Tag der Promotion: 26. Februar 1988

1	Einleitung.....	3
2	Literaturbesprechung.....	4
2.1	Nomenklatur der Gattung <i>Apatemon</i> sp. und Stellung... im zoologischen System	4
2.2	Historischer Überblick und Verbreitung von <i>Apatemon</i> sp., insbesondere von <i>A. cobitidis</i>	6
2.3	Der Zyklus von <i>Apatemon cobitidis</i>	13
2.3.1	Das Ei und das Miracidium.....	14
2.3.2	Die Sporocyste und die Cercarie.....	14
2.3.3	Die Metacercarie (<i>Tetracotyle</i>).....	16
2.3.4	Der Adultwurm.....	17
2.4	Das Krankheitsbild bei der Mühlkoppe.....	18
2.4.1	Die Cercarieninvasion.....	18
2.4.2	Die Migration der Cercarien im Fisch.....	20
2.4.3	Die Lokalisation der Metacercarien.....	21
2.4.4	Die Pathologie von Cercariose und Metacercariose...	22
3	Material und Methoden.....	25
3.1	Bestimmung des Parasiten.....	25
3.2	Experimentelles Verfolgen des Zyklus.....	25
3.3	Untersuchung der Mühlkoppen.....	28
3.3.1	Fangmethode.....	28
3.3.2	Sektion.....	29
3.3.3	Histologie.....	29
3.4	Zoogeographische Untersuchungen.....	30
4	Ergebnisse.....	33
4.1	Der Zyklus unter Laborbedingungen.....	33
4.1.1	Die Eier.....	33
4.1.2	Die Miracidien.....	33
4.1.3	Die Sporocysten.....	36
4.1.4	Die Cercarien.....	38
4.1.5	Die Metacercarien.....	40

4.1.6	Die Adultwürmer.....	42
4.2	Das Krankheitsbild bei der Mühlkoppe.....	45
4.2.1	Makroskopische Befunde.....	45
4.2.2	Histologische Befunde.....	50
4.3	Zoogeographie.....	50
5	Diskussion.....	64
5.1	Der Zyklus.....	64
5.2	Das Krankheitsbild.....	66
5.2.1	Pathologische Anatomie.....	66
5.2.2	Histologie.....	67
5.3	Auswirkungen auf den Fisch und Ökologie des Zyklus	69
5.4	Zoogeographie.....	75
6	Zusammenfassung\Summary.....	78
7	Literaturverzeichnis.....	80

1 Einleitung

Trematoden gehören auch bei der Mühlkoppe (*Cottus gobio* L.) zur Parasitenfauna. Im Königssee lagen erstmalig im Jahr 1984 Hinweise auf eine derartige Parasiteninvasion vor, als bei einer fischereibiologischen Untersuchung ein massives Auftreten von Zysten auf den serösen Überzügen verschiedener Organe der Bauchhöhle gefunden wurde, bei denen es sich offensichtlich um aus dem Königssee bisher noch nicht beschriebene Parasitenstadien handelte.

Zielsetzung der vorliegenden Arbeit ist es zunächst, den Parasiten zu bestimmen. Daneben wird der zugehörige Zyklus dargestellt und unter Laborbedingungen nachvollzogen.

Weiterhin wird das Krankheitsbild bei den Mühlkoppen beschrieben und der Königssee wird im Hinblick auf Vorkommen und Verteilung des Parasiten hin repräsentativ untersucht.

2 Literaturbesprechung

2.1 Nomenklatur der Gattung *Apatemon* sp. und Stellung im zoologischen System

Apatemon cobitidis wird in der traditionellen zoologischen Systematik der Klasse der Trematoden, und zwar der Unterklasse der Digenea, die auch als Malacobothrii bezeichnet werden, zugeordnet (ODENING 1960, REMANE, STORCH und WELSCH 1980, SIEWING 1985).

Über die Zuordnung der digenetischen Trematoden besteht in jüngster Zeit allerdings Unklarheit. Aufgrund ihrer nur phylogenetisch erklärbaren Einzigartigkeit setzt sich heute die Ansicht durch, daß die Digenea als eigentliche Trematoden eine eigene Klasse darstellen (ODENING 1974, STEITZ, STENGEL 1984).

Bei den Digenea fällt *Apatemon cobitidis* in die Familie der Strigeidae (sive Holostomidae BRANDES 1890), deren Mitglieder durch einen stark eingeschnürten, zweigeteilten Körperbau mit einem becherartig ausgeformten Vorderkörper charakterisiert sind, sowie durch das Vorhandensein eines zusätzlich zu den beiden Saugnapfen ausgebildeten Haftorgans (= Holostomidae!), des sogenannten tribozytischen Organs (DAWES 1956, GRUNER 1984). Die Metacercarien der zu dieser Familie gehörenden Parasiten werden aufgrund ihrer typischen Körperform als "Tetracotyle" bezeichnet (SZIDAT 1929, DUBOIS 1938, MARKOVICH 1951, DUBOIS 1952, BYCHOVSKAJA - PAVLOVSKAJA 1964, DUBOIS 1968, SCHÄPERCLAUS 1979).

Die Unterfamilie sind die Strigeinae (SZIDAT 1929, DUBOIS 1938, 1952, 1968), deren Adulti ausschließlich Bewohner des Vogeldarms sind.

Diese Unterfamilie umfaßt zwei, von SZIDAT (1929) aufgestellte Gattungen, *Apatemon* und *Cotylurus*, die sich morphologisch nur durch einen bei der Gattung *Cotylurus* vorhandenen, bei *Apatemon* jedoch fehlenden saugnapfähnlichen Bulbus

in der Bursa unterscheiden. DUBOIS faßt 1938 in seiner Monographie der Strigeidae beide Gattungen noch zu einem gesonderten Tribus Cotylurini zusammen. Die Adulti der Gattung *Apatemon* sind Schmarotzer im Dünndarm von Anatiden (DUBOIS 1938). Weltweit ist eine Vielzahl von Arten bekannt, deren Nomenklatur und Identität nicht immer eindeutig bestimmt werden kann, und die noch immer umgruppiert und neu eingeteilt werden. Vor allem hinsichtlich der Artbezeichnungen und Synonyma einzelner Arten bestehen noch viele Überschneidungen, Unklarheiten und Differenzen zwischen den einzelnen Autoren.

Der Artbegriff *Apatemon cobitidis* stammt von VOJTEK (1964), der noch die Einrichtung zweier Untergattungen, *Apatemon* (mit Fischen als zweitem Zwischenwirt) und *Australapatemon* (mit anderen Kaltblütern oder Nichtvertebraten wie z.B. Egel als zweitem Zwischenwirt) vorschlug. Außerdem unterteilt er die Art *Apatemon cobitidis* nach dem Wirtsfindungsverhalten der Cercarien in die Unterarten *A. c. cobitidis* (Cercarien befallen Cottidae und Cobitidae) und *A. c. proteorhini* (Cercarien befallen Gobiidae). Diese Unterteilung wird von ihm 1971 noch bekräftigt, als er geringfügige, nur mit Hilfe histologischer Schnitte feststellbare Unterschiede in der Morphologie des Verdauungstraktes der entsprechenden Cercarien findet. Diese Einteilung übernimmt DUBOIS (1968) allerdings nicht in seine Synopsis der Strigeidae und Diplostomatidae (1968).

Einen Überblick über verwendete Synonyme der Art *Apatemon gracilis* (= häufigstes Synonym für *A. cobitidis*) bzw. über lokale Formen findet man in DUBOIS' Monographie (1938) und Synopsis (1968), ebenso einen Überblick über die anderen, zur Gattung *Apatemon* gehörigen Arten. Neben der Synopsis und der Monographie von DUBOIS, die die wohl umfassendsten Werke über die Familien der Strigeidae und Diplostomatidae darstellen, sind für den Systematiker und als Bestimmungsliteratur noch die Werke von SZIDAT (1929), YAMAGUTI (1933), MARKOVICH (1951), BYCHOVSKAJA - PAVLOVSKAJA (1964), HOFFMAN (1967), YAMAGUTI (1975), SCHÄPERCLAUS (1979) und MC DONALD

(1981) zu nennen. Zur Cercarienbestimmung stehen unter anderem Schlüssel von DUBOIS (1968), BLAIR (1977) und COMBES (1980) zur Verfügung.

Tab 1: Stellung von <i>Apatemon cobitidis</i> in der Systematik (nach DUBOIS 1968 und SIEWING 1985):	
Phylum	Coelomata
Subphylum	Spiralia
Cladus	Plathelminthes
Classis	Trematoda
Familia	Strigeidae
Subfamilia	Strigeinae
Genus	<i>Apatemon</i>
Species	<i>A. cobitidis</i>

2.2 Historischer Überblick und Verbreitung von *Apatemon* sp., insbesondere *A. cobitidis*

Apatemon cobitis (V.LINSTOW 1890) wurde unter diesem, in dieser Arbeit gebrauchten Namen erstmals von VOJTEK (1964) beschrieben.

Der Parasit ist allerdings schon sehr viel länger bekannt. Bereits 1884 erwähnte ZSCHOKKE in seiner Dissertation "Recherches sur l'organisation et la distribution zoologique des vers parasites d'eau douce" an der Universität Genf ein bei Mühlkoppen vereinzelt auf den Pylorusanhängen liegendes "Monostomum du cottus", das er mit der bei Barschen vorkommenden *Tetracotyle percae fluviatilis* verglich und ziemlich ausführlich beschrieb. Weiterhin beschreibt er Zysten (er bezeichnet sie als "Sporocystis Cotti spec. nov.") in der Muskulatur, die aber immer dicht unter der Haut oder dem Peritoneum gelegen sind, und die er auch in großer Zahl auf den Flossen, unter der Kopfhaut, am Gaumendach und an den Kiemenbögen findet, oft in Haufen zusammengelegt. Er vermu-

tet, daß es sich dabei um die "Sporocysten" eines "Distomum" (Trematoden) handelt. Die Beschreibung der Zysten und eine eingefügte Abbildung legen die Vermutung nahe, daß es sich um *Apatemon cobitidis* gehandelt hat. Seine Beschreibung wird von MOLA 1912 in dessen Aufsatz über die Parasiten der Mühlkoppe (*Cottus gobio*) übernommen.

1886 findet PIESBERGEN bei Koppen und Grundeln aus dem Neckar bei Tübingen eingekapselt im Cavum abdominale und im Fettgewebe um Leber und Darm Entwicklungsstadien, die er als "Distomum spec. inquis." bezeichnet.

V.LINSTOW erwähnt 1889 ganz kurz einzeln im Cavum abdominale von Koppen eingekapselte Distomumlarven, die er allerdings nicht näher beschreibt. Erst 1890 widmet er dem "Diplostomum cobitidis n. sp." eine etwas ausführlichere Darstellung, wobei er sowohl auf die in "sehr dickwandigen Kapseln" liegenden Larven, als auch auf noch nicht eingekapselte Formen eingeht, die massenhaft frei in der Bauchhöhle von Bartgrundeln (*Noemacheilus barbatulus*) liegen.

Die nächste Erwähnung findet *Apatemon cobitidis* 1897 bei HAUSMANN, der in seiner Dissertation "Über Trematoden der Süßwasserfische" ebenfalls bei der Bartgrundel aus dem Rhein bei Basel massenhaft in der Leibeshöhle eingekapselte "Tetracotyle spec." erwähnt.

Auch LÜHE führt ihn 1909 in seinem Werk über Trematoden als Parasit von *Noemacheilus barbatulus* auf.

ZANDT (1924) beschreibt "Diplostomum cobitidis" als einen typischen Parasiten der Koppe im Bodensee. Erstmals erwähnt er das Vorliegen von Zysten auch in Augen- und Schädelhöhle sowie im Glaskörper des Auges, zusätzlich zu den bekannten Lokalisationen in der Körperhöhle. Er gibt eine sehr genaue Beschreibung der Zysten, die er dem Typ "Tetracotyle" zuordnet. Ebenfalls als Erster macht er eine Aussage über die Infektionsintensität, die er mit 30 - 100 Zysten/Koppe angibt.

In ihren Verzeichnissen der Fischparasiten führen sowohl NICOLL (1924) als auch DUBOIS (1938) *Diplostomum cobitidis* auf, ersterer als larvale Form unter drei verschiedenen Namen, letzterer erstmals in Verbindung mit dem Adultwurm *Apatemon* sp.

1950 wird das Vorkommen dieser Larven von GVOZDEV bei Fischen des Markarkul-Sees in Kasachstan berichtet. Er hält allerdings irrtümlicherweise die encystierte und die noch freibewegliche Form für zwei verschiedene Arten.

Auch MARKEVICH führt 1951 in seinem Werk über Fischparasiten der UdSSR *Diplostomum cobitidis* auf.

In der CSSR wird der Parasit 1954 von VOJTEK, FOLKMANOVA und ERGENS erstmalig aus Südmähren beschrieben und zwar noch irrtümlicherweise, wie VOJTEK in einer späteren Veröffentlichung angibt, unter dem Namen *Ophisthorchis felineus*.

VOJTEK und seine Mitarbeiter bearbeiten den Parasiten in der Folgezeit sehr intensiv.

1959 beschreiben sie ihn bei der Donaugrundel (*Proteorhinus marmoratus*) aus der Umgebung von Komarno, im gleichen Jahr dann noch bei zu 100 % befallenen Bartgrundeln (*Noemacheilus barbatulus*) in den Flüssen Svitava und Svratka.

1964 gelingt es VOJTEK schließlich, den vollständigen Zyklus von *Apatemon cobitidis* experimentell nachzuvollziehen. Erstmals gibt er eine genaue Beschreibung der Zwischenstadien und Zwischenwirte und unterteilt die Art aufgrund ihres sehr spezifischen Wirtsfindungsverhaltens beim 2. Zwischenwirt in zwei in Europa vorkommende Unterarten, *A.c.cobitidis* (2. Zwischenwirt = *Cottus gobio* und *Noemacheilus barbatulus*) und *A.c. proteorhinus* (2. Zwischenwirt = *Proteorhinus marmoratus*). Weiterhin ordnet er der Art zwei weitere in Nordamerika und Japan beschriebene Unterarten bei.

In weiteren Veröffentlichungen gibt er 1972 und 1973 genaue Beschreibungen der Metacercarie und des Adultwurms. Auch ZAJICEK (1971) erwähnt die Metacercarien bei *N. barbatulus* und die Adultform bei Entenvögeln südböhmischer Teiche. MACKO (1974) findet bei der Untersuchung der Trematodenfauna von Wildenten in der Slowakei diese zu 24,5 % mit *Apatemon* sp. infiziert, wobei bis zu 318 Exemplare in einem Entendarm gefunden werden.

Auf den Britischen Inseln wird *A. cobitidis* unter der Bezeichnung *A. gracilis minor* von CROCOMBE 1959 in einer Dissertation bei der Bartgrundel (*Noemacheilus barbatulus*) in Wales beschrieben. Auch ERASMUS (1962) erwähnt in einer Veröffentlichung über die Verbreitung einiger strigeider Trematoden einen *A. gracilis pellucidus*, dessen Metacercarien sich in der Leibeshöhle von Mühlkoppen (*Cottus gobio*) aus der Nähe von Cardiff finden. BLAIR (1976) beschreibt ihn auch in Schottland bei der Bartgrundel und u.a. auch bei Stichlingen (*Gasterosteus aculeatus*) und Regenbogenforellen (*Salmo trutta*), wobei er selber auf eine Identität oder doch enge Verwandtschaft mit VOJTEK's Parasiten verweist. Denselben Parasiten fand er schon 1973 bei dreistachligen Stichlingen in Island, ebenso auch Cercarien bei der Schnecke *Lymnaea peregra*, die denen von *A. cobitidis* sehr ähnlich sind.

1971 beschreibt KNAACK in Potsdam einen Parasiten der Bartgrundel (*Noemacheilus barbatulus*) aus der Zerbster Nuthe, dessen Charakteristika der Lokalisation und dessen Entwicklungszyklus exakt auf *A. cobitidis* passen. Es gelingt ihm sogar eine experimentelle Infektion der Koppe (*Cottus gobio*). Weiterhin verweist er auch auf die alten Beschreibungen von PIESBERGEN, V.LINSTOW und ZANDT. Als Endwirt gibt er jedoch den Eisvogel (*Alcedo atthis ispida*) an und als Adultform des Parasiten *Uvulifer denticulatus*.

DUBOIS (1978) stellt den Fehler KNAACK's richtig, der "unglücklicherweise" zwei exakt auf *A. cobitidis* passende Zwischenwirte verwendet hat und dessen Endwirte möglicherweise



schon vorher infiziert waren. Als wichtigstes Argument führt er aber die völlige Identität der von KNAACK beschriebenen Cercarie mit der von *A. cobitidis* an, die niemals eine Cercarie von *Uvulifer denticulatus* sein kann.

In Holland erwähnt 1976 schließlich DE JONG *A. minor* (= *cobitidis* ?) als Parasiten der Stockente.

Die neueste Beschreibung des Auftretens von *A. cobitidis* in Mitteleuropa stammt von KRITSCHER (1983), der ihn bei Bartgrundeln (*Noemacheilus barbatulus*) im Neusiedler See findet. Er hatte ihn übrigens schon 1962 beobachtet, allerdings ohne ihn bestimmen zu können.

Im Anschluß soll noch kurz auf die eng mit *A. cobitidis* verwandten Arten anderer Kontinente eingegangen werden, die ebenfalls Fische als zweiten Zwischenwirt und Entenvögel als Endwirt haben.

HOFFMAN beschreibt 1959 einen Parasiten in der Muskulatur des brook stickleback (*Eucalia inconstans*), eines engen Verwandten des Stichlings aus North Dakota, USA. Er bezeichnet ihn als *A. gracilis pellucidus*; den natürlichen Endwirt konnte er allerdings nicht bestimmen. Denselben Parasiten führt CHUBB (1979) in seiner Aufstellung von Helminthen der Süßwasserfische beim Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) aus der Nähe von Vancouver, British Columbia auf. Er unterscheidet drei Typen von Zysten: einen Typ in der Muskulatur, einen in Gehirn- und Leibeshöhle und einen im Auge. Dabei handelt es sich um die von VOJTEK (1964) zugeordnete nord-amerikanische Unterart.

In Japan erwähnt 1933 YAMAGUTI *A. pellucidus*, die japanische Unterart aus der Körperhöhle des zu den Grundeln gehörenden Fisches *Mogurnda obscura*.

Tabelle 2:

Vorkommen von *Apatemon* sp. in Europa nach der Literatur

Jahr	Autoren	Bezeichnung des Parasiten	2. Zwischenwirte	Ort / Gewässer
1884	ZSCHÖKKE	<i>Monostoma du cottus</i> <i>Sporocystis cotti</i>	<i>Cottus gobio</i>	Schweiz, Genfer See
1886	PIESBERGEN	<i>Distomum</i> spec. inquis.	<i>Cottus gobio</i> <i>Noemacheilus barbatulus</i>	BRD, Tübingen, Neckar
1889	V. LINSTOW	<i>Diplostomum cobitidis</i> n. spec.	<i>Cottus gobio</i> , <i>Noemacheilus barbatulus</i>	?
1897	HAUSMANN	<i>Tetracotyle</i> spec.	<i>Noemacheilus barbatulus</i>	Schweiz, Rhein bei Basel, Istein und Rheinfelden
1909	LÜHE	<i>Diplostomum cobitidis</i>	<i>Noemacheilus barbatulus</i>	?
1910	MATARÉ	<i>Tetracotyle cobitidis</i>	?	?
1912	MOLA	<i>Monostoma du cottus</i> <i>Sporocystis cotti</i>	<i>Cottus gobio</i>	Italien, Rom, Fluß Amiene
1922	PAVLOV et ANITSCHKOV	<i>Diplostomum cobitidis</i>	<i>Noemacheilus barbatulus</i>	zit. nach LÜHE
1924	ZANDT	<i>Diplostomum cobitidis</i>	<i>Cottus gobio</i> , <i>Noemacheilus barbatulus</i>	BRD, Bodensee
1924	NICOLL	<i>Diplostomum cobitidis</i> <i>Distomum</i> sp. <i>Tetracotyle</i> sp.	<i>Noemacheilus barbatulus</i> , <i>Cottus gobio</i>	Großbritannien
1929	HUGHES	<i>Diplostomum cobitidis</i>	<i>Cottus gobio</i> , <i>Noemacheilus barbatulus</i>	BRD, Bodensee
1948	DUBOIS	<i>Apatemon gracilis</i>	?	Schweiz, Lac de Neuchâtel, Lac Léman

Jahr	Autoren	Bezeichnung des Parasiten	2. Zwischenwirte	Ort / Gewässer
1950	GVOZDEV	Diplostomum cobitidis	Cottus gobio, Noemacheilus barbatulus	UdSSR, Markarkul See, Kasachstan
1954	VOJTEK, FOLK- MANOVA, ERGENS	Ophisthorchis felineus	Noemacheilus barbatulus	CSSR, Südmähren
1959	VOJTEK	Diplostomum cobitidis	Proteorhinus marmoratus	CSSR, Komarno, Fluß Váh
1959	VOJTKOVA	Diplostomum cobitidis	Proteorhinus marmoratus	CSSR, Komarno, Svitava
1959	CROCOMBE	Apatemom gracilis minor	Noemacheilus barbatulus	Wales, Glamorgan
1962	ERASMUS	Apatemom gracilis pellucidus	Cottus gobio	Großbritannien, Cardiff
1964	VOJTEK	Apatemon cobitidis cobitidis Apatemom cobitidis proteorhini	Cottus gobio, Noemacheilus barbatulus Proteorhinus marmoratus	?
1971	ZAJICEK	Apatemon sp.	-	CSSR, Südböhmen, Flüsse
1971	KNAACK	Uvulifer denticulatus	Noemacheilus barbatulus	DDR, Potsdam, Zerbster Nuthe
1973	BLAIR	Apatemom gracilis pellucidus	Gasterosteus aculeatus	Südisland, Gewässer
1974	MACKO	Apatemon sp.	-	CSSR, Ostslowakei, Gewässer um Zaten, Sermé, Kralovsky, Chemeč, Sturova, Palkovicova, Grabcikova
1976	BLAIR	Apatemom gracilis pellucidus	Noemacheilus barbatulus, Gasterosteus aculeatus, Salmo trutta	Schottland, College Mill Trout Farm, River Almond, Perthshire
1976	DE JONG	Apatemon minor	-	Holland, Naardermeer
1983	KRIITSCHER	Apatemon cobitidis	Proteorhinus marmoratus	Österreich, Neusiedler See

In Tasmanien beschreiben SMITH und HICKMAN (1983) Metacercarien von *A. gracilis* aus Leibeshöhle und Augenhintergrund sowie Glaskörper des Fisches *Galaxias auratus*, eines Hechtlings.

Aus Guadeloupe berichten COMBES und NASSI 1977 von einem weiteren Verwandten, *A. graciliformis*, dessen Metacercarien als Besonderheit bei den ovoviviparen Guppies schon den Embryo vor der Geburt invadieren, um die Wahrscheinlichkeit der Endwirtsfindung zu erhöhen. Junge Guppies werden nämlich leichter eine Beute der Wasservögel.

Apatemon sp. mit Fischen als 2. Zwischenwirt kann also eine nahezu weltweite Verbreitung bescheinigt werden.

Einen Überblick über Auftreten und Bezeichnungen von *Apatemon cobitidis* in Europa gibt Tab. 2.

2.3 Der Zyklus von *Apatemon cobitidis*

Eine vollständige Beobachtung des gesamten Zyklus gelang bisher nur VOJTEK et al. (1964) unter Laborbedingungen. Teilweise wurde der Zyklus wie erwähnt von KNAACK (1971) experimentell bei Koppen in Potsdam nachvollzogen, der sich allerdings hinsichtlich des Endwirts irrte.

Eine weitere im wesentlichen von VOJTEK übernommene Beschreibung des Zyklus stammt von RIEHL (1974).

Beim Zyklus von *Apatemon cobitidis* handelt es sich um einen 3 - Wirte Zyklus, wobei die Zeit, die günstigstenfalls zum Durchlaufen des kompletten Kreislaufs benötigt wird, ca. 3 Monate beträgt (VOJTEK 1964). Diese Zeit kann sich je nach Jahreszeit und Witterungsbedingungen erheblich verlängern.

2.3.1. Das Ei und das Miracidium

Die mit dem Kot des Endwirts ins Wasser gelangende Eikap-
sel wird nur von KNAACK, nicht jedoch von VOJTEK beschrie-
ben, wobei auch KNAACK keine Maße angibt. Danach sind die
Eier annähernd ovoid und an einem Pol mit einem kleinen
Operculum versehen, einem häufigen Merkmal von Trematoden-
eiern aller möglichen Gattungen.

Die Entwicklung zum Miracidium dauert nach VOJTEK bei 22°C
Wassertemperatur 14 - 15 Tage, bei 30°C 11 Tage, und nach
KNAACK bei 18°C 20 - 24 Tage. VOJTEK beschreibt das Miraci-
dium genauer. Es ist spindelförmig und dorsoventral abge-
plattet, mit einem Paar deutlicher dunkel pigmentierter Au-
genflecke und einem primitiven säckchenförmigen Darm verse-
hen. Weiterhin ist es durch zwei Paar Protonephridien und
durch eine Flimmerepithelzellenverteilung (nach Behandlung
mit AgNO_3) von 6 - 8 - 4 - 3 (von vorne nach hinten) gekenn-
zeichnet. Seine Maße sind 135 - 196 μm in der Länge und 31 -
42 μm in der Breite. Die Länge der Wimpern beträt 13 μm , am
Vorderende etwas kürzer.

2.3.2 Die Sporocyste und die Cercarie

VOJTEK gelang die Infektion von Schnecken nur in Freiland-
aquarien und nur bei der Schnecke *Lymnaea peregra peregra*
sive *Radix ovata* (1964, 1976), wobei die Entwicklung bis zu
den Cercarien mindestens eineinhalb Monate in Anspruch nahm.
Von ihm beschriebene Tochttersporocysten waren 2,8 - 3,0 mm
lang, 100 - 150 μm breit und mit einer kleinen Papille
versehen, die den Cercarien als Geburtsöffnung dient.

KNAACK's Versuche ergaben einen Zeitraum von 14 - 18 Tagen
(bei 16 - 18°C) für die Entwicklung von Muttersporocysten in
infizierten Schnecken und nochmals 12 - 16 Tage bis die
Tochttersporocysten voll entwickelte Furcocercarien enthiel-
ten. Seine Tochttersporocysten waren meist unter 5, manchmal
jedoch bis zu 15 mm lang, ansonsten deckt sich seine Be-

schreibung mit der von VOJTEK. Über die Dauer des Persistierens der Infektion in der Schnecke machen beide Autoren keine Angaben. ODENING (1970) geht jedoch bei seiner Rekonstruktion des Zyklus von *Cotylurus c.cucullus* (eines engen Verwandten der *Apatemon*-spezies) von einer lebenslangen Persistenz der Infektion in der Schnecke aus, also von 1 - 3 Jahren. MATTHEIS (1980) macht bei seiner Beschreibung der Zyklen der verschiedenen *Ichthyocotylurus*-arten die selben Angaben. Andererseits hat HOFFMAN (1957) bei mit *Diplostomum baeri-eucaliae* infizierten Schnecken ein Überwintern bei Temperaturen von 4 - 6°C simuliert und konnte im darauf folgenden "Frühling" keine Sporocysten mehr feststellen.

Cercarien erhielt VOJTEK (1964), wie schon erwähnt, nur aus Freiland Schnecken, bzw. aus im Freiland infizierten Schnecken, wobei nach eineinhalb Monaten die ersten Cercarien schlüpfen. Es handelt sich um mit einem Gabelschwanz versehene sog. Furcocercarien, zu deren wichtigsten Charakteristika ein Terminalorgan, das größer als der Bauchsaugnapf ist, ein paar unpigmentierte lichtbrechende "Augen", 8 hinter dem Bauchsaugnapf gelegene Bohrdrüsenzellen und 6 große Glykogenzellen im unpaaren Schwanzteil gehören. Die Protonephridienformel lautet : $2[(1+1)+(1+1+[1])]=10$. Infizierte Schnecken können in 12 Stunden bis zu 1300 Cercarien abgeben, die sich positiv geotaktisch verhalten, auf deren Reaktionen Licht und Dunkelheit jedoch keinen Einfluß zu haben scheinen.

KNAACK's infizierte Schnecken gaben 19 - 27 Tage lang Cercarien ab, und zwar 890 - 2010/Tag, die bei 2°C zweieinhalb Tage am Leben blieben. Seine Cercarien sind stark positiv phototaktisch, jedoch indifferent geotaktisch, ansonsten deckt sich seine Beschreibung ihrer Morphologie im wesentlichen mit den Angaben von VOJTEK. Die Cercarienmorphologie wird auch in der Bestimmungsliteratur (DUBOIS 1968, ODENING 1962, BLAIR 1977, EKLÜ-NATAY 1985) detailliert beschrieben.

Die Maße der Cercarien variieren sehr stark mit den jeweiligen Bewegungsstadien. Als Anhaltspunkte können für fi-

xierte Exemplare eine Körperlänge (ohne Schwanz) von 175 - 178 μm und eine Breite von 44 μm (KNAACK) bzw. von 185 μm und 64 μm (VOJTEK) dienen.

2.3.3 Die Metacercarie (Tetracotyle)

Nach VOJTEK dauert es mindestens einen Monat (37 Tage) bis die Metacercarien voll entwickelt und, von einer Kapsel umgeben, weiter infektionsbereit sind. Morphologisch gehören sie zum Typ der Tetracotyle. Diese Metacercarien sind durch einen Mundsaugnapf mit zwei seitlich davon gelegenen ovalen Haftgruben und einen, am Ende des becherförmigen Vorderkörpers gelegenen Bauchsaugnapf gekennzeichnet. Der Vorderkörper enthält das aus zwei Lappen bestehende Brandes'sche Organ, der Hinterkörper die Gonadenanlagen.

KNAACK gibt bis zum Vorliegen infektionstüchtiger Zysten eine Entwicklungsdauer von 36 - 45 Tagen an. Mundsaugnapf und Gonadenanlagen entstehen in der Zeit vor der Encystierung der Larve, gleichzeitig erreicht sie auch eine maximale Größe von 1,3 mm Länge und 0,6 mm Breite (VOJTEK). Die Maße der voll entwickelten Zysten betragen nach KNAACK 1,54 mm in der Länge und 0,885 mm in der Breite, nach VOJTEK 0,756 mm bzw. 0,565 mm.

Über die Dauer der Infektionsfähigkeit der im Fisch enthaltenen Metacercarien machen beide Autoren keine Angabe. MATTHEIS und ODENING (1980) vermuten jedoch, daß die Zysten der eng verwandten Ichthyocotylurusarten monate- bis jahrelang im Fisch infektionsfähig bleiben, so daß die Fische eine "ideale Überlebensmöglichkeit und ein unerschöpfliches Zyklusreservoir" für die Parasiten darstellen.

Auf den Invasionsweg und -modus der Cercarien und auf das Verhalten der Metacercarien im Fisch bis zur Encystierung sowie auf Lokalisation und Verteilung der fertigen Zysten und die daraus für den Wirt jeweils erwachsenden Konsequen-

zen soll im nächsten Kapitel über das Krankheitsbild bei der Mühlkoppe eingegangen werden.

2.3.4 Der Adultwurm

VOJTEK (1964) gibt als experimentell mögliche Endwirte die Hausente (*Anas platyrhynchos* dom.), die Stockente (*Anas platyrhynchos*), die Schnatterente (*Anas strepera*), die Knärente (*Anas querquedula*), die Kolbenente (*Netta rufina*) und die Saatgans (*Anser fabalis*) sowie die Taube (*Columba livia*) an.

Die Wurmer werden 3 Tage nach der Aufnahme durch den Endwirt geschlechtsreif, ab dem 4. Tag finden sich größere Mengen von Eiern im Kot des jeweiligen Wirtstieres.

Der Adultwurm zeichnet sich durch eine große Variabilität seines Äußeren aus. Wichtige Erkennungsmerkmale sind jedoch ein deutlich in zwei Teile gegliederter Körper, wobei der becherförmige Vorderkörper beide Saugnäpfe sowie das Brandes'sche Organ und der Hinterkörper den gesamten Geschlechtsapparat enthält. Sehr detaillierte Beschreibungen der inneren Anatomie dieses Trematoden finden sich in VOJTEK's Veröffentlichung aus dem Jahre 1973.

In späteren Veröffentlichungen (1974, 1976 und 1978) gehen VOJTEK und VOJTKOVA genauer auf das Verhalten der Zysten von *Apatemon cobitidis* nach der Aufnahme durch den Endwirt ein. Demnach gelangen die Zysten erst nach und nach vom Muskelmagen in den Dünndarm. Die Hülle wird im Magen "vorgeschädigt", um dann im Jejunum völlig zu zerreißen (zum Schlupf genügt ein schwach alkalisches Milieu). Die freigewordenen Trematoden sind zwei Tage lang im gesamten Jejunum zu finden, erst nach dieser Zeit setzen sie sich endgültig zwischen dem 1. und 2. Viertel des Jejunks fest. Bei dieser Migration hinterlassen sie deutliche Schleimhautämorrhagien. Ein ähnliches Bild findet man übrigens bei mit *Diplostomum baeri-eucaliae* infizierten Stockenten in Nordamerika

(HOFFMAN 1957). Nach 8 Tagen sterben die Würmer ab und werden mit dem Wirtskot ausgeschieden.

2.4 Das Krankheitsbild bei der Mühlkoppe

Im folgenden soll nur auf die Bilder, die eine Cercariose bzw. Tetracotylose durch die entsprechenden Stadien von *Apatemon cobitidis* bei Mühlkoppe, Bartgrundel und Donaugrundel charakterisieren, eingegangen werden. Am meisten Material liegt über die Lokalisation der Zysten und die betroffenen Fischarten vor; zur Frage der Invasion und der Migrationswege im Fisch mit den sich daraus ergebenden Folgen gibt es nur wenige Angaben.

2.4.1 Die Cercarieninvasion

Die aus der Schnecke *Radix ovata* ausschwärmenden Cercarien verhalten sich positiv geotaktisch und sind ständig in Bewegung (VOJTEK 1972), was ihnen den Kontakt mit den Grundfischen Koppe und Bart- oder Donaugrundel ermöglicht. Sobald sie mit der Oberfläche des spezifischen Wirtes in Berührung gekommen sind, heften sie sich an der Fischhaut mit Hilfe der Saugnäpfe und der dortigen Häkchen fest (VOJTEK 1964, 1972).

Sie bewegen sich bei der Donaugrundel meist noch spannerraupenartig bis zum Hinterrand der Schuppen, bei der schuppenlosen Koppe bohren sie sich gewöhnlich direkt an der Anheftungsstelle ein (VOJTEK 1972). Auch RIEHL (1974) und KNAACK (1971) nennen als potentielle Invasionsstellen die gesamte Hautoberfläche, KNAACK beobachtet die Invasion jedoch gehäuft am Kopf einschließlich der Augen und Kiemendeckel und am Körper bis etwa in Höhe des Afters. Das Einbohren erfolgt in Sekunden (RIEHL 1974) bis hin zu einer Minute (VOJTEK 1972); sobald der Körper teilweise die Haut penetriert hat, erfolgt der Abwurf des Cercarienschwanzes, der sich meist noch eine Weile weiterbewegt (VOJTEK 1972). Das

Einbohren selbst geschieht mit Hilfe des Sekrets der Bohrdrüsenzellen, das eine lubricative, klebende und lytische Wirkung hat. Es spielt auch bei der anschließenden Migration der Cercarien eine wichtige Rolle.

Es gibt Angaben verschiedener Autoren bei anderen Spezies, die Licht auf die Frage werfen, wie und warum die Cercarien ihre Invasionsstelle finden, und die so ähnlich wohl auch auf *Apatemon cobitidis* zutreffen. HENDRICKSON (1979) beobachtet bei *Ornithodiplostomum Ptychocheilus* - Cercarien eine deutliche Bevorzugung von Stellen mit Epithelunregelmäßigkeiten (Schuppen, Flossenbasen, Opercula) als Penetrationsort. MATTHEIS (1980) und JOHNSON (1971) nennen noch die Seitenlinie, den dorsalen Pharynx und die Kiemen als günstige Stellen (bei *Cotylurus erraticus*). ERASMUS (1959) gibt für *Diplostomum* - Cercarien die ganze Körperoberfläche mit starker Bevorzugung der Kopfregion an, und zwar besonders wieder den dorsalen Pharynx und die Kiemenbögen, da die Cercarien über das Atemwasser angesaugt werden, und sich bei dessen Ausstoß in den Kiemenbögen verfangen.

Über die Reize, die letztendlich die Cercarien zur Wirtsfindung befähigen, gibt es verschiedene Ansichten. SZIDAT (1924) geht davon aus, daß sie den Wirt in "Bereitstellungsstellung" im Wasser schwebend ähnlich wie Glochidien passiv erwarten. RATANARAT-BROCKELMAN (1973) erklärt das bevorzugt an den Opercula und Flossenbasen stattfindende Eindringen mit den dort herrschenden Wasserturbulenzen, die die Cercarien stimulieren, während FERGUSON (1943), auch bei *Diplostomum* - Cercarien, eine ausgeprägte Thigmotropie (= Reaktion auf Berührung durch ein sich bewegendes Objekt) findet.

2.4.2 Die Migration der Cercarien im Fisch

Die einzigen Angaben dazu stammen von VOJTEK (1972). Demnach gelangen die Cercarien zunächst durch die Haut in die Unterhaut und schließlich in die Muskulatur. Im vorderen Teil des Fisches geraten sie selten in Blutgefäße, bei Invasion der hinteren Körperhälfte finden sie sich dort häufig. Dort liegen sie auch oft dicht an Knochen. Die Cercarien treten schon sehr bald nach der Invasion in der Leibeshöhle und Körperwand auf, sowie in der Rückenmuskulatur und den Seitenlinienkanälchen, aber auch in der Schadelhöhle und hinter den Augen. Die Migration in die Körperhöhle erfolgt laut VOJTEK durch die Körperwand und in den Gefäßen.

Als Zeitangaben werden genannt, daß die Cercarien nach 24h schon tief in der Muskulatur, in einigen Gefäßen und in der Leibeshöhle liegen. Nach einigen Tagen haben fast alle Cercarien die Körperhöhle erreicht, und es finden sich keine mehr in den Gefäßen.

KNAACK (1971) gibt nur an, daß sich nach 2 Tagen alle Cercarien in der Schädel- oder Körperhöhle befinden.

In der Folgezeit bleiben die Larven am einmal gewählten Ort liegen. Es kommt zu einem starken Wachstum (bis zum 35. Tag p.i.), kurz vor der Encystierung werden sie dann aufgrund ihrer Metamorphose zur Tetracotyle wieder etwas kleiner.

Mehr bekannt ist über die Wanderwege vergleichbarer anderer Cercarien. HENDRICKSON (1979) gibt für *Ornithodiplostomum ptychocheilus*, die ins Gehirn von Elritzen wandern, eine direkte Route durch Bindegewebe und Muskulatur an. Der Eintritt ins Gehirn erfolgt über den Neuralkanal sowie über Spinal- und Gehirnnerven und deren assoziierte Foramina, wo er Cercarien histologisch nachweisen konnte. Einige nehmen auch den Weg über die Augen und den N. opticus. Die Route durch Bindegewebe und Muskulatur wird ebenfalls von RATANARAT-BROCKELMAN (1974) favorisiert. JOHNSON (1971) schreibt

dagegen dem Kreislaufsystem die tragende Rolle zu, da er bei Versuchen mit *Cotylurus erraticus*, der zum Perikard wandert, oft Perforationsstellen in Gefäßen fand. Er hält Muskulatur und Bindegewebe nur für akzessorische Routen. ERASMUS (1959) schließt sich dem an, da sich das Kreislaufsystem gerade bei über die Kiemenbögen eindringenden Cercarien anbietet. JOHNSON (1971) stellt allgemein fest, daß die Cercarien immer den Weg des geringsten Widerstandes gehen, also nie durch Zellen hindurch, sondern immer zwischen den Zellen.

Wie die Cercarien letztendlich den Weg zu ihren jeweiligen Zielorganen finden, ist immer noch ein Rätsel. So fand FERGUSON (1943) zwar in aufwendigen Versuchen heraus, daß das Auge unabdingbare Voraussetzung für die Wanderung von *Diplostomum volvens* ist, jedoch nicht aus welchem Grund. Wahrscheinlich erscheint SZIDAT'S (1969) Theorie, wonach jede Cercarie eine Art genetisches "Engramm" besitzt, das es ihr erlaubt, den Wirtsfisch zu erkennen und die richtige Lokalisation zu finden. "Erfolgreiche" Cercarien geben dieses Engramm weiter, während falsch programmierte zerstört werden oder sonst zugrunde gehen.

2.4.3 Die Lokalisation der Metacercarien

Zu diesem Punkt gibt es Angaben von fast allen Autoren, die die Invasion beschreiben; sie sind zum Teil schon im Abschnitt über die Verbreitung von *Apatemon cobitidis* wiedergegeben.

Als Wirtsfische kommen grundsätzlich die drei Arten Mühlkoppe (*Cottus gobio*), Bartgrundel (*Noemacheilus barbatulus*) und Donaugrundel (*Proteorhinus marmoratus*) in Frage.

Als Infektionsstärke werden von VOJTEK (1964) einige hundert Zysten/Fisch angegeben, wobei die betreffenden Donaugrundeln zu 100 % befallen waren. ZANDT (1924) nennt als Intensität 30 - 100 Zysten/Koppe, VOJTKOVA (1959) 3 - 24 Zysten/Bartgrundel bei ebenfalls 100 % Infektionsrate und KRIT-

SCHER (1983) 3 - 100 Zysten/Donaugrundel bei einer Rate von 79,56 %.

Im wesentlichen gibt es drei Schwerpunkte für die Zysten-lokalisierung: die Leibeshöhle ist der Hauptort, dann folgt die Schädelhöhle sowie Augen und Gaumendach und nur vereinzelt finden sich Zysten verstreut in der Muskulatur und unter der Haut bzw. unter dem Peritoneum (VOJTEK 1964). KNAACK (1971) erwähnt die deutliche Sichtbarkeit der Zysten durch die Bauchdecke hindurch. Er fand auch Zysten im Augapfel. ZANDT (1924) weist zusätzlich auf Zysten in der Kiemenhöhle und an den Kiemenbögen hin. Zysten in den Gefäßen sind nicht beschrieben (VOJTEK 1972). Sehr häufig liegen bei den in freier Wildbahn gefangenen Fischen alle möglichen Entwicklungsstadien nebeneinander vor (VOJTEK 1959, Vojtek 1972).

2.4.4 Die Pathologie von Cercariose und Tetracotyllose

Die offensichtlichsten Schädwirkungen erleidet der Fisch während der Cercariose, die bei einer entsprechenden Zahl von Cercarien tödlich enden kann. Darunter versteht man nach der Definition von MATTHEIS und ODENING (1980) die "Folge der Schäden, die von den eingedrungenen Cercarien auf dem Weg zum Ansiedlungsort durch den Wirtskörper gesetzt werden, und auf die der Wirt in einer organspezifischen Weise reagiert." KNAACK (1971) gibt als Letaldosis für 15 - 20 mm lange Bartgrundeln 10 - 50 Cercarien an, für 120 - 140 mm lange Fische 2000 - 6000 Cercarien.

Während des Eindringens der Cercarien zeigen die Fische eine starke Unruhe, sie machen Fluchtbewegungen und versuchen, die Cercarien abzustreifen (KNAACK 1971). Vojtek (1972) beobachtet kurz nach dem Eindringen starke Blutungen subcutan, die durch zerstörte Gefäße entstehen. Solche Blutungen sind auch der Grund für die in dieser Zeit eintretenden Todesfälle. Die dann folgende Woche vertragen die noch lebenden Fische gut. Erst danach kann es zu erneuten Todesfällen kommen, denen oft auffallende Bewegungs- und Gleich-

gewichtsstörungen vorangehen. VOJTEK (1972) führt diese auf eine mechanische Schädigung zurück, da die Larven in dieser Zeit sehr stark zu wachsen beginnen, ferner auf ihren sich vergrößernden Nährstoffbedarf und eventuelle toxische Stoffwechselausscheidungen der Larven. Einen weiteren Anstieg der Todesfälle sieht er dann noch kurz vor der Encystierung, ohne allerdings Ursachen dafür anzugeben.

Bei der Sektion findet man besonders bei Koppen und Bartgrundeln ein starkes auch blutiges Exsudat in der Leibeshöhle (ZANDT 1924). Daraus kann eine Peritonitis mit anschließenden Verwachsungen werden (ZANDT 1924).

Histologisch treten vermehrt von VOJTEK (1972) als "freie Zellen" bezeichnete Zellen auf, die sich um die Trematoden lagern und deren Zahl kurz vor der Encystierung stark ansteigt. Diese Zellen wirken bei der Bildung der Zystenhülle mit (VOJTEK 1972, BLAIR 1976).

Auch innerhalb der knöchernen Schädelkapsel kann es zur Exsudatbildung kommen, die zu einem oft einseitigen Exophthalmus führen kann. Dabei findet man die meiste Gewebsflüssigkeit zwischen Hornhautgrundsubstanz und Hornhautepithel. In diesem Raum kann sich auch Gewebe, das von VOJTEK als "gallertiges Bindegewebe" bezeichnet wird, bilden (VOJTEK 1972).

KNAACK (1971) beschreibt bei seinen Bartgrundeln zusätzlich ein stark verlangsamtes Wachstum der Jungfische. Es kann entweder sofort (bei Zerstörung des Sehnerven durch die Wanderlarven) oder später (als Folge des Befalls des Auges mit Metacercarien) zum Erblinden der Tiere kommen. Auch ZANDT (1924) beschreibt einen Befall des Glaskörpers.

Unter Tetracotyllose versteht man, wieder nach der Definition von MATTHEIS und ODENING (1980), die "Summe der pathologisch-anatomischen Erscheinungen beim Wirtsfisch, nachdem die akute Migrationsphase der Übergangsformen zwischen Cercarie und Metacercarie vorüber ist, und die Metacercarien

(hier in der besonderen Form der Tetracotyle) sich mehr oder weniger voll entwickelt an der definitiven Ansiedlungsstelle befinden." Es handelt sich dabei um einen chronischen, wahrscheinlich lebenslang bestehenden "Gleichgewichtszustand, bei dem der Parasit den Wirt nicht, bzw. nur in kompensierbarer Weise schädigt". Die fertig entwickelte, infektionsbereite Metacercarie scheint den Fischen tatsächlich kaum zu schaden. VOJTEK (1972) gibt an, daß sich in der Natur Tiere mit einigen hundert Zysten und Larven finden, die sich völlig normal bewegen und verhalten, und die sich lange problemlos im Aquarium halten lassen. Auch die Möglichkeit einer parasitären Kastration schließt er aus.

Dagegen vermuten sowohl RIEHL (1974) als auch KNAACK (1971) aufgrund der Lokalisation von Larven und Zysten in der Schädelhöhle ein abweichendes Verhalten in Form einer Reaktionsträgheit, die den Fisch zu einer leichteren Beute des Endwirts werden läßt.

Im wesentlichen folgert jedoch VOJTEK (1972) aus seinen Beobachtungen, daß unter den Bedingungen der freien Natur, wo die Fische nur nach und nach und immer nur durch wenige Cercarien infiziert werden, den Fischen durch die Zysten kein Nachteil entsteht, und sie völlig normal leben können.

3 Material und Methoden

3.1 Bestimmung des Parasiten

Um adulte Exemplare des Parasiten zu erhalten, wurden verschiedene Fütterungsversuche durchgeführt, die auch als Ausgangspunkt für die weitere Verfolgung des Zyklus dienten. Die Adultwürmer wurden dann teils als Nativpräparate untersucht und vermessen und teils in 5 - 6 % Formalin oder in Bouin'scher Lösung fixiert. Die Zuordnung der Würmer erfolgte anhand der Literatur (SZIDAT 1929, YAMAGUTI 1933, VOJTEK 1964, DUBOIS 1968, YAMAGUTI 1975, MC DONALD 1981). Zur Absicherung des Ergebnisses wurden einige konservierte Exemplare an Dr. Georges Dubois, Neuchâtel, Schweiz, gesandt.¹⁾

3.2 Experimentelles Verfolgen des Zyklus

Als Ausgangspunkt zur Verfolgung des Zyklus von *Apatemon cobitidis* dienten Metacercarien aus der Leibeshöhle von Mühlkoppen aus dem Königssee bei St. Bartholomä, wo sich die Koppen zu annähernd 100 % als infiziert erwiesen.

Als Versuchstiere dienten die am Königssee theoretisch in Frage kommenden Endwirte, Stockenten (*Anas platyrhynchos*) und eine Kanadagans (*Branta canadensis*).

Die Metacercarien wurden in mehreren Fütterungsversuchen in Portionen von je ca. 100 Stück zusammen mit den Koppen eingeweiden an die Versuchstiere, 5 adulte, 4 junge (ca. 3 Wochen alte) Stockenten und eine adulte Kanadagans verfüttert. Vor Versuchsbeginn waren die Tiere 2 x mit PANACUR[®] (oral, 1 ml\Ente, 0,5 ml\Entenküken bzw. 2 ml\Gans) und ebenfalls 2 x mit DRONCIT[®] (i.m., 0,4 ml\Ente, 0,2 ml\Entenküken bzw. 0,8 ml\Gans) jeweils im Abstand von einer Woche entwurmt und zusätzlich mit DUODEGRAN[®] über das

1 Für die Bestimmung des Parasiten möchte ich Dr. G. Dubois, Neuchâtel, Schweiz danken.

Trinkwasser gegen Flagellatenbefall behandelt worden. Danach erfolgte eine mehrfache Kontrolle des Kotes mittels Sedimentation und Flotation auf Wurmeier, um einen Endoparasitenbefall ausschließen zu können.

Nach der Infizierung mit den Metacercarien wurde der Kot dann täglich mittels Sedimentation und Flotation auf eine Eiausscheidung hin untersucht.

Nach dem Erscheinen der ersten Eier wurden 3 der adulten und alle Jungenten im Abstand von einigen Tagen getötet. Obwohl bei der Kanadagans keine Eiausscheidung erfolgte, wurde sie ebenfalls getötet, um ein sicheres Ergebnis zu erhalten. Der gesamte Darmtrakt wurde herausgenommen, in physiologischer NaCl - Lösung aufpräpariert und mit Hilfe einer Stereolupe auf Parasiten und pathologische Veränderungen hin abgesucht. Die verbleibenden beiden Enten erhielten einmal nach 2 Wochen und nochmals nach 5 Monaten dieselbe Menge Metacercarien (Reinfektionsversuch).

Der Kot der Versuchstiere wurde während der Eiausscheidung gesammelt, um als Ausgangsmaterial zur weiteren Verfolgung des Zyklus zu dienen.

Die Fixation der Adultwürmer zur weiteren Untersuchung erfolgte in Bouin'scher Lösung oder 5 - 6% Formalin, die Färbung mit Harris Hämatoxylin und Boraxcarmin. Weiterhin wurden von Adultwürmern und befallenen Darmteilen histologische Schnitte hergestellt und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt.

Miracidienanzucht

Die im Entenkot enthaltenen Eier wurden während mehrerer aufeinanderfolgender Sedimentationen mit dazwischengeschalteten Siebsätzen (Maschenweite 300 μm und 220 μm) ausgewaschen und in belüfteten Bechergläsern zur Entwicklung bei 25°C, 21°C und 16°C Wassertemperatur nach Sammeldatum getrennt angesetzt. Das verwendete Wasser war entchlort und hatte 16°dH. Es wurde alle 2 - 3 Tage zu 2/3 gewechselt.

Die Eier wurden bis zum Schlupf der ersten Miracidien täglich auf ihren Entwicklungszustand hin kontrolliert. Die geschlüpften Miracidien wurden in einen hohen, unten verdunkelten und oben beleuchteten Glaszylinder gegeben und von der Oberfläche abpipettiert. Die Fixation erfolgte mit Sublimat-Eisessigsäure (10 : 1) (DUBOIS 1929). Um die Flimmerepithelzellen sichtbar zu machen, erfolgte eine Imprägnierung der Miracidien mit einigen Tropfen 2% AgNO_3 -Lösung (LYNCH 1930).

Schneckeninfektion

Um für die Infektionsversuche garantiert parasitenfreie Schnecken zu erhalten, wurden im Labor Versuchsschnecken gezüchtet. Als Ausgangsbasis dienten zum einen Wildfangschnecken der Art *Radix ovata* aus dem Königssee, zum anderen wurden *Lymnaea stagnalis*- Wildfänge aus einem Teich bei Weißenstephan verwendet. Die Tiere wurden in Vollglasaquarien bei einer Temperatur von 11°C unter einem UV-Strahler gehalten. Das Wasser wurde 2 x wöchentlich zu 2/3 gewechselt und ständig mit Sauerstoff belüftet. Die Ernährung der Tiere erfolgte durch sich unter der UV-Lampe ansiedelnde Grünalgen und Kopfsalatblätter.

Für die Infektionsversuche wurden 30 nachgezogene, meist juvenile Exemplare von *Radix ovata* und 100 Exemplare von *Lymnaea stagnalis* verwendet. Die Zugabe der Miracidien erfolgte direkt ins Aquarium, und zwar zu einem Zeitpunkt, zu dem die ersten geschlüpften Miracidien beobachtet werden konnten. 7 Wochen nach Zugabe der Miracidien und der embryonierten Eier wurde eine Sektion der *Lymnaea stagnalis* durchgeführt, eine Woche später die Probesektion von 2 *Radix ovata*. Nach Abschluß der Koppeninfektion eine Woche später wurden auch die restlichen *Radix ovata* seziert.

Sporocysten und Cercarien

Bei der Schneckensektion wurde die Mitteldarmdrüse als Quetschpräparat bei kleinster Vergrößerung auf Sporocysten bzw. Cercarien hin abgesucht, nachdem das Schneckenhaus entfernt worden war. Der übrige Schneckenkörper wurde mit Hilfe einer Stereolupe durchgemustert (DUBOIS 1929, SZIDAT 1931, REES 1932).

Die Sporocysten und Cercarien wurden teils als Nativpräparate betrachtet und fotografiert sowie vermessen, oder mit Formalin, Neutralrot oder Alkohol behandelt und dann erst untersucht (DUBOIS 1929, REES 1932, YAMAGUTI 1940, NASIR, ERASMUS 1964).

Koppeninfektion

6 Wochen nach Zugabe der Miracidien wurden 2 Koppen, die aus einem Bach im Landkreis Freising stammten, ins Schneckenaquarium gesetzt. Bei ca. 30 anderen, aus diesem Bach stammenden Koppen war bei der Sektion keine Infektion mit *Apatemon cobitidis* gefunden worden. Nach dem Auftreten der ersten Cercarien und Verenden dieser Versuchstiere wurden noch einmal 2 Koppen zugegeben. Um eine sichere Infektion dieser beiden Fische zu gewährleisten, wurden sie für je ca. eine Viertelstunde in ein Gefäß gebracht, in dem sich große Mengen von bei der Schneckensektion gefundenen Gabelschwanzcercarien befanden. Die Sektion dieser Koppen erfolgte 19 Tage nach diesem Infektionsversuch, wobei analog wie bei den Königsseekoppen vorgegangen wurde.

3.3 Untersuchung der Mühlkoppen

3.3.1 Fangmethode

Die Koppen wurden mit Hilfe von kleinen Keschern einzeln in Wassertiefen von 20 cm bis ca. 70 cm von Hand gefangen (SMYLY 1957). Koppen aus größeren Tiefen bis ca. 15 m wurden

durch Taucher entnommen.²⁾ Dabei wurde der Seegrund an den Probenahmestellen systematisch durch Umdrehen von Steinen abgesucht. Diese Entnahmestellen sind auf der Abb. 23 im Kapitel 4.3 (Zoogeographie) dargestellt. Die Koppen aus den verschiedenen Stellen des Königssees wurden im Oktober 1984, Juli 1985, Mai, Juni, Juli, August und Oktober 1986 gefangen, die Stichprobe aus dem Obersee stammt vom Juli 1987.

3.3.2 Sektion

Insgesamt wurden 201 Mühlkoppen seziert. Die Tötung erfolgte mittels Genickschnitt. Länge und Gewicht der Fische wurden protokolliert. Danach wurde zunächst die äußere Haut auf evtl. darin liegende Zysten hin abgesucht, anschließend wurde die Leibeshöhle geöffnet. Die vorhandenen Zysten wurden ausgezählt und ihre Lokalisation bzw. auftretende Besonderheiten wurden festgehalten. Weiterhin wurden Augen, Augenhöhlen und Schädelhöhle auf Zysten hin abgesucht. Danach wurden die ganzen Fische bzw. besonders interessante Teilstücke für histologische Zwecke fixiert. Die Zysten wurden teilweise mit Lactophenol zum Durchsichtigmachen der Hülle behandelt (RIEHL 1974). Ein anderer Teil wurde mit Pepsinlösung angedaut, um freie Stadien zu erhalten (HOFFMAN 1959, BLAIR 1976).

In den Koppen vorgefundene Larvenstadien wurden mit 5-6% Formalin oder Essigsäuresublimat fixiert.

3.3.3 Histologie

Die Fixation des Materials erfolgte mit 5-6 % Formalin, Bouin'scher Lösung und SUSa-Fixativ, wobei die ersten beiden Methoden bessere Resultate ergaben. Zur Entkalkung wurde bei

2 Für die Beschaffung des größten Teils des Untersuchungsmaterials möchte ich Dr. Peter Scheinert, Peter Gstöttl und Georg Janoušek danken, ohne deren Mithilfe die Untersuchungen nicht möglich gewesen wären.

Bedarf konzentrierte Ameisensäure mit gleichen Teilen Alkohol (70 %) (ROMEIS 1968) und 5 % Trichloressigsäure mit 20 % Formolzusatz (ROMEIS 1968) verwendet, wobei die Teilstücke je nach Größe 8 - 21 Tage in die Entkalkungslösung eingelegt wurden. Danach wurden die Präparate in Paraffin eingebettet und Serienschnitte von 8 - 12 µm Dicke angefertigt, die mit Hamalaum-Eosin gefärbt wurden. Die larvalen noch nicht encystierten Formen wurden auf ihre Reaktion bei der PAS - Färbung getestet, und die Zystenhüllen wurden zur Aufklärung ihrer Bindegewebsfeinstruktur noch nach Trichrom - Masson, Weigert - Van Gieson und Gomori gefärbt.

3.4 Zoogeographische Untersuchungen

Um einen Überblick über den Befallsgrad von Koppen und Schnecken zu erhalten, wurde während der bereits genannten Termine der Königssee möglichst repräsentativ befischt und betaucht. Im Juli 1987 wurde auch noch der Obersee in einer Stichprobe in die Untersuchungen mit einbezogen.

Es wurde versucht, Koppen und Schnecken aus möglichst verschiedenen Tiefenbereichen (20 cm - 15 m Wassertiefe) zu sammeln und zu untersuchen.

Mit den gefangenen Koppen wurde wie unter 3.3.1 beschrieben verfahren.

Es wurden insgesamt 780 Schnecken der Art *Radix ovata* s. *peregra*, 63 *Anisus vortex*, 38 *Valvata piscinalis* und 12 Muscheln der Art *Sphaerium corneum* untersucht.

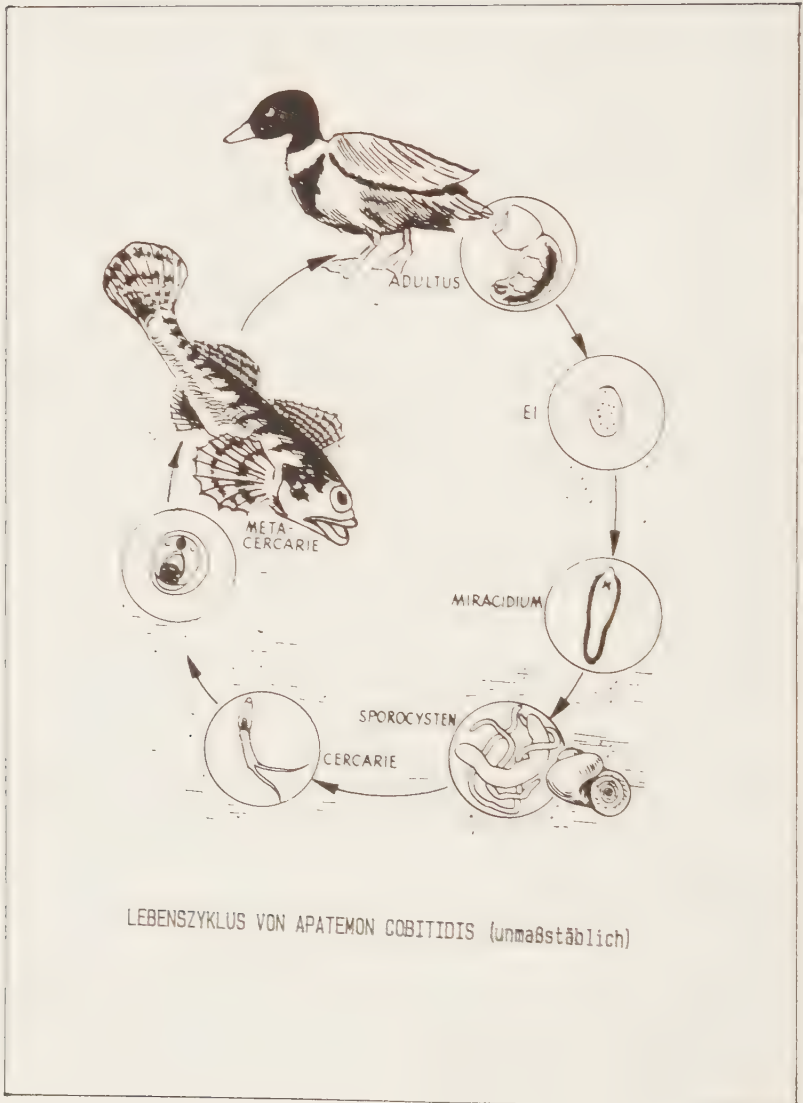
Die Schnecken wurden vom Gehäuse befreit, anschließend wurden Quetschpräparate des Hepatopankreas angefertigt (DUBOIS 1929, SZIDAT 1931, REES 1932) .

Gefundene Cercarien wurden mit warmem 5-6% Formalin, mit Alkohol (70%) oder mit Essigsäuresublimat fixiert; ein Teil

wurde intra vitam mit Neutralrot gefärbt (DUBOIS 1929, REES 1932, NASIR, ERASMUS 1964).

Von Stockenten wurden an den Anlegestellen von St. Bartholoma und Königssee Sammelkotproben genommen und koprologisch auf Eier von *Apatemon cobitidis* untersucht.

Abb. 1



4 Ergebnisse

4.1 Der Zyklus unter Laborbedingungen

Abb. 1 gibt einen Überblick über den kompletten Zyklus von *Apatemon cobitidis*.

4.1.1 Die Eier

Die Eier von *Apatemon cobitidis* lassen sich mit Hilfe des Sedimentationsverfahrens im Kot des Endwirts nachweisen. Sie sind von annähernd ovoider Form, braungelblich und am spitzeren Ende mit einem kleinen Deckel, dem sog. Operculum versehen. Die Maße der Eier variieren in der Länge von 87 - 102 μm , in der Breite von 51 - 72 μm . Die Abb. 2, 3 und 4 zeigen eine frisch gelegte Eikapsel, ein embryoniertes Ei und eine leere Eikapsel mit geöffnetem Operculum nach dem Schlupf des Miracidiums.

Auch in den am Königssee gesammelten Entenkotproben fanden sich Trematodeneier, die die selben Maße hatten und identisch aussahen.

4.1.2 Die Miracidien

Die Entwicklungsdauer der Miracidien ist je nach der Wassertemperatur ziemlich unterschiedlich. Bei 25°C Wassertemperatur sind die Eier am 12. Tag embryoniert, am 19. Tag schlüpfen spontan die ersten Miracidien. Bei 21°C dauert es 22 Tage bis zum Schlupf, bei 16°C sogar 43 Tage. Bei Kühlschranktemperatur (7 - 8°C) findet keine feststellbare Entwicklung statt. Der Schlupf erfolgt sehr unregelmäßig. Die angegebenen Zeiten beziehen sich auf das erste Beobachten geschlüpfter Miracidien. Zu dieser Zeit finden sich noch regelmäßig Eikapseln desselben "Alters", die noch kaum eine Entwicklung zeigen, aber später durchaus noch bis zum Schlupf kommen.

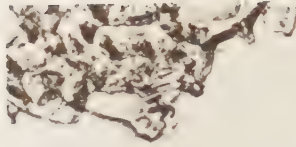


Abb. 2:
Eikapsel von *Apatemon cobitidis* im Entenkot
3. Tag p.i., Nativ-
präparat, 360 x

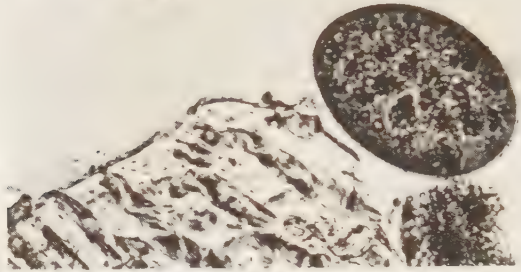


Abb. 3:
Embryoniertes Ei von
Apatemon cobitidis,
15. Tag p.i., Nativ-
präparat, 600 x
Augenflecke (◄) des
entstehenden Miraci-
diums bereits deut-
lich erkennbar

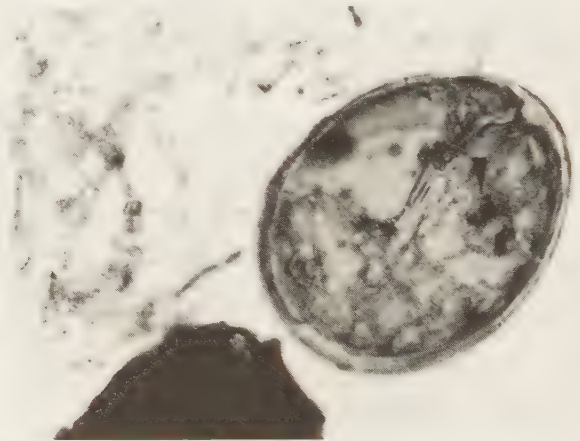


Abb. 4:
Leere Eikapsel nach
dem Schlupf; Nativ-
präparat, 36 x; das
geöffnete Operculum
ist deutlich sichtbar

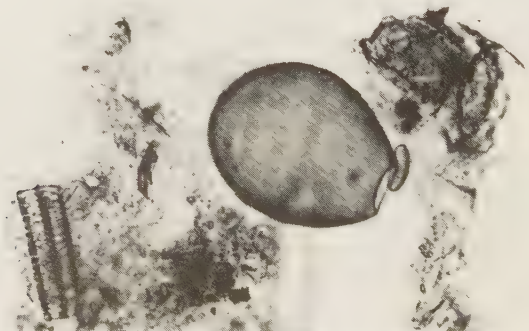


Abb. 5:
Miracidium von *Apatemon cobitidis* (mit
 AgNO_3 -Lösung imprägniert); 750 x
(◄) Zellgrenzen der
Flimmerepithelzellen

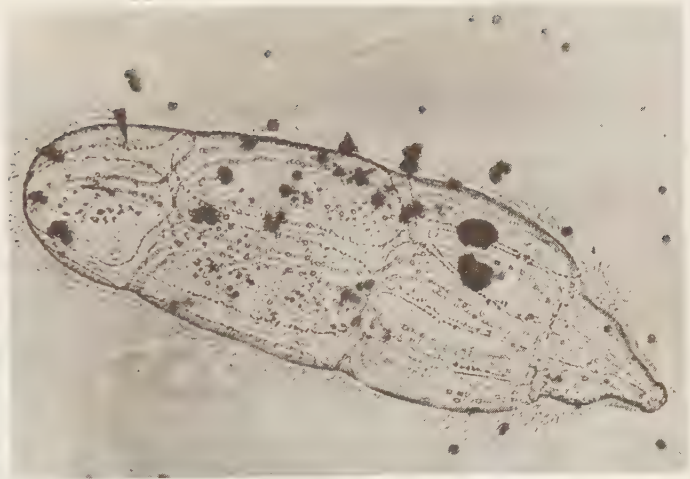
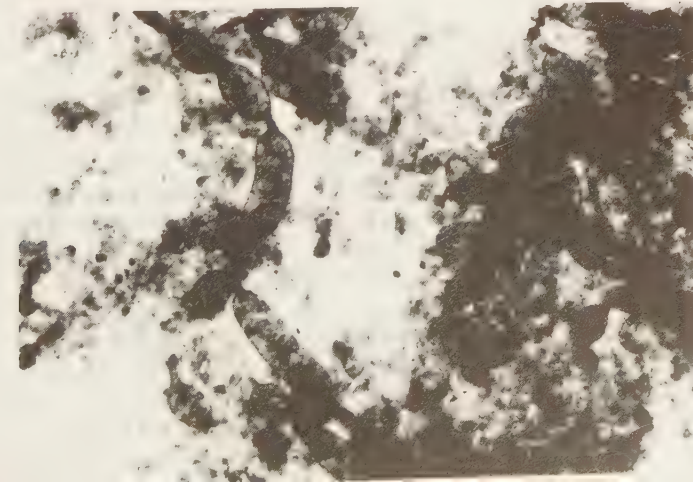


Abb. 6:
Muttersporocyste aus
dem Hepatopankreas
von *Radix ovata* mit
innenliegenden Keim-
ballen;
Formalinfixiert,
ungefärbt, 95 x



Abb. 7:
Tochtersporocysten im
Hepatopankreas von
Radix ovata;
Formalinfixiert,
ungefärbt, 37,5 x



Die fertigen Miracidien sind in der Bewegung stark länglich und dorsoventral abgeflacht. Im beleuchteten Teil eines Glaszylinders kann man sehr schnelle, spiralförmige Bewegungsbahnen beobachten. Läßt man sie unter einem Objektträger, aus dem man das Wasser abzieht, so zeigen sie nach Verlust der Schwimmfähigkeit eine große Varianz in der Form durch eine starke amöboide Beweglichkeit.

Die nachstehenden Maße beziehen sich auf in Essigsäuresublimat fixierte Miracidien.

Tab. 3	Mittelwert/ Standardabweichung	Minimal- wert	Maximal- wert
Länge (in μm)	131,95 $\pm$ 7,55	123,00	143,00
Breite (in μm)	46,94 $\pm$ 9,77	41,00	58,00

Die Wimpern, die am Vorderende etwas kürzer sind, säumen den ganzen Körper. Sie sind etwa 10 μm lang. Im vorderen Körperdrittel liegt ein paar pigmentierter Augenflecke.

Die den Körper bedeckenden Flimmerepithelzellen sind in 4 Reihen angeordnet. Wenn man das Miracidium mit AgNO_3 - Lösung behandelt, werden sie deutlich sichtbar (Abb. 5). Ihre Zahl beträgt, wie bei allen strigeiden Miracidien 6 - 8 - 4 - 3 (vom Vorder- zum Hinterende gezählt).

4.1.3 Die Sporocysten

Von 780 untersuchten *Radix ovata* Wildfängen aus dem Königssee waren 8 mit Sporocysten und Gabelschwanzcercarien infiziert. Die in diesen Schnecken (alle von der Art *Radix ovata*) gefundenen Tochttersporocysten, in denen sich die Cercarien entwickeln, liegen im Hepatopankreas. Sie sind braun, lang und dünn und z. T. perlschnurartig eingeschnürt. In den anderen untersuchten Schneckenspezies und in den Exemplaren

von *Sphaerium corneum* konnten keine Gabelschwanzcercarien gefunden werden.

Bei den im Labor durchgeführten Infektionsversuchen kam es zu folgenden Ergebnissen: Von 100 *Lymnaea stagnalis* überlebten 94 bis zum Versuchsende. Bei Ihrer Sektion erwiesen sich alle als völlig parasitenfrei.

Bei den *Radix ovata* überlebten von 30 Schnecken 24. Bei der Sektion ergab sich folgendes Bild:

Tab 4: Parasitenstadien in den Schnecken		
Parasitenstadium	Zahl der Schnecken	in Prozent
1 Muttersporocyste	4	16,67
2 Muttersporocysten	2	8,33
4 Muttersporocysten	2	8,33
5 Muttersporocysten	2	8,33
7 Muttersporocysten	1	4,17
18 Muttersporocysten	1	4,17
Mutter und/oder Tochtersporocysten, Cercarien	8	33,33
parasitenfrei	4	16,67

Die Morphologie der Mutter- und Tochtersporocysten variiert sehr stark. Ganz junge Muttersporocysten tragen noch Andeutungen der Augenflecke und sie sind auch nicht viel größer als ein Miracidium. Später sind ihre typischen Merkmale eine Mundöffnung und als Inhalt kugelförmige Keimballen, aus denen die Tochtersporocysten entstehen (Abb. 6). Solche Muttersporocysten sind ca. 0,20 - 0,25 mm breit und bis zu 6 mm lang. Typisches Merkmal der Tochtersporocysten ist eine perlschnurartige Gestalt, wobei die Länge bzw. die

Zahl der "Glieder" variieren kann. Manchmal ist das Vorderende rüsselartig ausgestulpt, das Hinterende ist abgerundet (Abb. 7). Als Anhaltspunkte können eine Länge von bis zu 5 mm und eine Breite von 0,2 mm dienen, wobei die Einschnürungsstellen höchstens 0,01 mm breit sind.

4.1.4 Die Cercarien

Reife Cercarien konnten ebenfalls in 8 von 780 untersuchten Königsseeschnecken gefunden werden und zwar wieder ausschließlich bei der Art *Radix ovata*. Es handelt sich um sehr kleine Furcocercarien, die 8 Bohrdrüsenzellen hinter dem Bauchsaugnapf aufweisen. Im unpaaren Schwanzteil befinden sich paarig angeordnet an beiden Seiten des Exkretionskanals je 6 große "Caudal bodies" (Abb. 8 und 9).

Bei den Laborversuchen fanden sich reife Cercarien in 8 von 24 *Radix ovata*. Bei 10 intra vitam mit Neutralrot behandelten Cercarien ergaben sich folgende Maße:

Tab. 5

in μ m	Mittelwert/ Standardabweichung	Minimal- wert	Maximal- wert
Länge Schwanz- schenkel	175,99 $\pm$ 10,58	153,50	184,20
Länge unpaarer Schwanzteil	151,46 $\pm$ 4,30	143,30	153,50
Länge Kopf	169,68 $\pm$ 34,09	122,80	225,10
Breite Kopf	40,93 $\pm$ 14,46	20,50	71,60

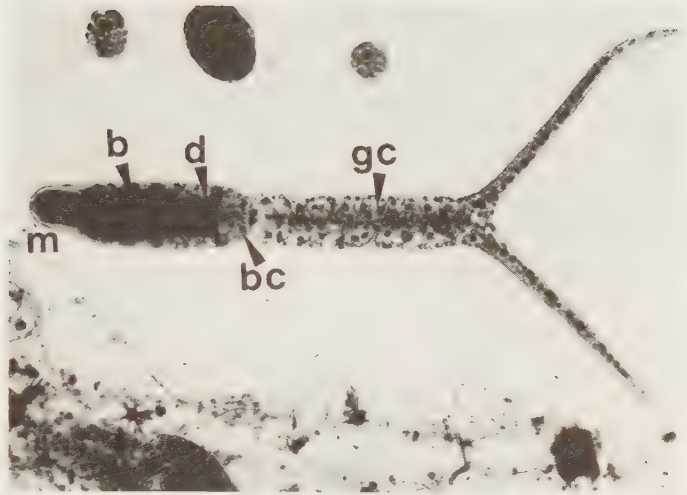


Abb. 8:
Cercarie von *Apatemon*
cobitidis;
Neutralrot, 375 x
m Mundsaugnapf
b Bauchsaugnapf
bc Bohrdrüsenzellen
gc Glykogenzellen
d Darmanlage

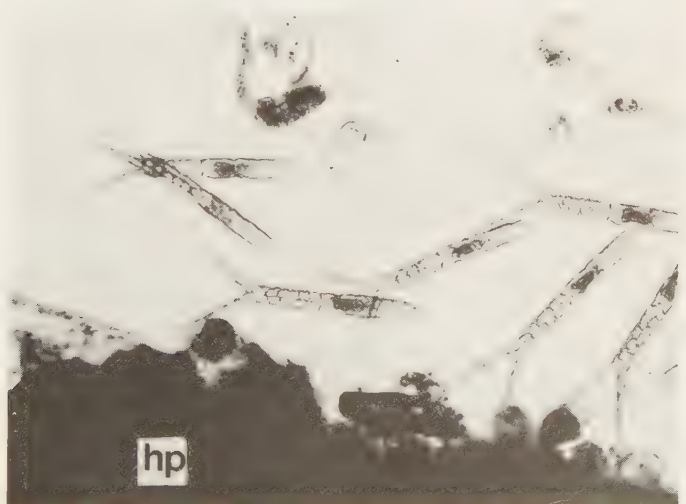


Abb. 9:
Cercarien im Hepato-
pankreas (hp) von *Ra-*
nix ovata;
Formalinfixiert,
angefärbt, 95 x

Am stabilsten ist die Länge des unpaaren Schwanzteils, gefolgt von der der Schwanzgabeln, während Länge und Breite des Kopfes je nach Bewegungsphase stark unterschiedlich sein können. Die morphologischen Merkmale der Laborcercarien entsprechen denen der Königsseegabelschwanzcercarien.

4.1.5 Die Metacercarien

Als zweiter Zwischenwirt fungiert im Königssee die Muhlkoppe, *Cottus gobio* L.

Der Hauptteil der Metacercarien ist in der Leibeshöhle auf den serösen Überzügen lokalisiert. Ebenfalls bei vielen untersuchten Fischen finden sich Metacercarien im Glaskörper des Auges, hinter dem Bulbus in der Orbita (Auge und Augenumgebung 36,32 %), manchmal auch innerhalb der knöchernen Schadelkapsel und im Gehirn (23,81 %). Weiterhin liegen sie dicht unter der äußeren Haut auf der Muskulatur (4,21 %) oder unter der Schleimhaut des Gaumendaches, vereinzelt auch in der Muskulatur, und zwar besonders der des Kopfes.

Ganz selten lassen sich encystierte Formen in Blutgefäßen (eine Beobachtung), auf den Gonaden und auf den Kiemenbögen beobachten.

Häufig finden sich im Königssee Fische mit unterschiedlich alten Infektionen, d.h. es finden sich nebeneinander freie Stadien und Metacercarien unterschiedlichen Alters, was an der Kapsel erkennbar ist. Abb. 10 zeigt mit Lactophenol durchscheinend gemachte, aus der Leibeshöhle einer Wildfangkoppe isolierte eingekapselte Metacercarien. Bei 10 dieser Zysten fanden sich folgende Maße:

Abb. 10:
Isolierte
Metacercarien (Zys-
ten) aus der Leibeshö-
hle einer Wildfang-
koppe;
Lactophenol, 35 x

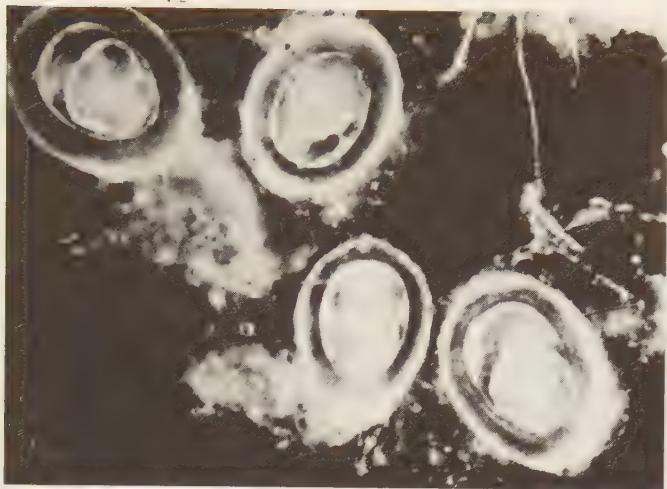
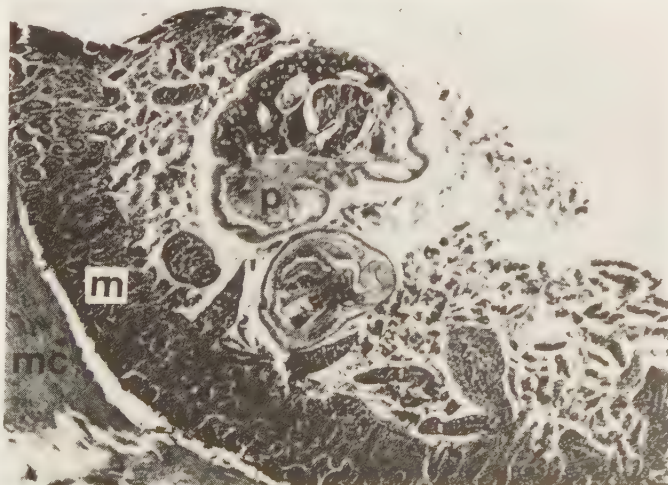


Abb. 11:
Wandernde
Metacercarie aus der
Leibeshöhle einer
Wildfangkoppe;
Essigsäuresublimat,
60 x
m Mundsaugnapf
d Darmschenkel



Abb. 12:
Apatemon cobitidis in
der Jejunalschleim-
haut einer Stockente;
HE, 60 x
m Muskularis
mc Mucosa
p Parasit



Tab. 6	Mittelwert/ Standardabweichung	Minimal- wert	Maximal- wert
Länge (in μm)	791,78 $\pm$ 61,43	663,00	854,30
Breite (in μm)	573,35 $\pm$ 101,29	448,50	663,00

Bei 10 wandernden mit Sublimat-Eisessigsäure fixierten Metacercarien (Abb. 11) fanden sich folgende Maße:

Tab. 7	Mittelwert/ Standardabweichung	Minimal- wert	Maximal- wert
Länge (in μm)	976,65 $\pm$ 76,10	867,00	1071,00
Breite (in μm)	707,62 $\pm$ 68,84	599,30	841,50

4.1.6 Die Adultwürmer

Experimentell konnte die Stockente (*Anas platyrhynchos*) als Endwirt bestimmt werden, während die (theoretisch in Frage kommende) Kanadagans (*Branta canadensis*) nicht infiziert werden konnte.

Der Adultwurm schmarotzt im ersten bis zweiten Viertel des Jejunums, wobei typische Hämorrhagien in der Schleimhaut entstehen. Abb. 12 zeigt einen Schnitt durch das Jejunum einer Stockente mit dem in der Schleimhaut sitzenden Parasiten.

Bei den beiden, 5 Tage p.i. (1 Tag nach der erstmaligen Eiausscheidung) getöteten adulten Enten wurden 30 bzw. 66 reife, d.h. Eier enthaltende Exemplare von *Apatemon cobitidis* gewonnen (Abb. 13). Im Darm der dritten Ente, die 9 Tage p.i. getötet wurde, fanden sich nur noch Reste von 6 abgestorbenen Würmern.



Abb. 13:
 Adulter *Apatemon cobitidis* aus dem Darm einer Stockente;
 Nativpräparat, 200 x

- m Mundsaugnapf
- b Bauchsaugnapf
- tc tribozytisches Organ
- ov Ovarium
- t Testes
- u Uterus mit Eiern
- g Genitalatrium

Von den infizierten Küken wurden bei den beiden, 8 Tage p.i. (3 Tage nach erstmaliger Eiausscheidung) getöteten Tieren 20 bzw. 26 reife Würmer gefunden, bei den beiden, einen Tag später getöteten Tieren 6 bzw. 8 Exemplare (bei gleicher Infektionsdosis wie bei den ausgewachsenen Enten, nämlich ca. 100 Metacercarien).

Die Präpatenzzeit beträgt 3 - 4, bei den Küken 5 Tage, die Patenz 8 - 9 Tage, bei den Küken 3 - 4 Tage, dann sterben die Würmer ab und werden ausgeschieden.

Der erste Reinfektionsversuch nach 14 Tagen bei den beiden verbliebenen Enten führte nur am 9 Tage p.i. zur Ausscheidung einzelner Eier. Bei der zweiten, 5 Monate später stattfindenden Reinfektion konnten nur am 4. Tag p.i. vereinzelt Eier im Kot gefunden werden.

Bei 10 in Bouin'scher Lösung fixierten Adultwürmern wurden folgende Maße festgestellt:

Tab. 8			
in μm	Mittelwert/ Standardabweichung	Minimal- wert	Maximal- wert
Länge Kopf	400,35 $\pm$ 64,79	331,50	535,50
Breite Kopf	436,05 $\pm$ 55,67	357,00	535,50
Länge Körper	859,35 $\pm$ 116,58	663,00	1045,50
Breite Körper	461,55 $\pm$ 124,95	331,50	586,50

4.2 Das Krankheitsbild bei der Mühlkoppe

4.2.1 Makroskopische Befunde

Es wurden 190 Mühlkoppen verschiedener Lokalisationen des Königssees und als Stichprobe 11 aus dem Obersee untersucht. Im Königssee waren 164 (86,32 %) mit *Apatemon cobitidis* infiziert, bei einer durchschnittlichen Zystenanzahl von 50,95 Zysten/Koppe. 69 Fische (36,32 %) zeigten makroskopisch einen Befall der Augen bzw. des Bulbus und des retrobulbären Raums. Von 21 Fischen, bei denen durch das Gaumendach hindurch Zysten im Augenbereich sichtbar waren, wurden Serienschritte des Kopfes angefertigt und ausgewertet. Von diesen Wildfangfischen trugen 4 (19,05 %) Zysten und einer (4,76 %) Larven innerhalb der knöchernen Schädelkapsel oder im Gehirn. Die beiden im Labor infizierten Koppen wiesen Larvenstadien in der Schädelkapsel und in der Gehirnschubstanz auf. 8 Fische (4,21 %) hatten makroskopisch sichtbare Zysten unter der Haut auf der Muskulatur. Eine Übersicht über diese Befunde gibt Abb. 14. Die 11 Koppen vom Bootsanlegesteg des Obersees waren alle infiziert und zwar mit 27,91 Zysten/Fisch. 4 Koppen hatten Zysten an den Augen, 1 Fisch unter der Haut auf der Muskulatur.

Im Juli, August und September waren auch frische Infektionen mit noch nicht encystierten Larvenstadien zu finden. Im Juli fanden sich bei 3 (27,27 %) von den 11 im Obersee gefangenen Koppen frische Infektionen. Im August waren von 18 vor St. Bartholomä gefangenen Koppen 6 (33,33 %) frisch infiziert, von den 6 Fischen 2 auch in den Augen. Ende September trugen von 6 im Malerwinkel gefangenen Fischen 2 (33,33 %) eine frische Infektion.

Schon am lebenden Fisch kann manchmal der Befall mit *A. cobitidis*-Zysten erkannt werden, da sie vereinzelt unter der Haut liegen, die entsprechende Stelle leicht vorwölben und dort weißlich durchschimmern. Diese Zysten findet man bevorzugt unter der Haut des Rumpfes und des Kopfes (Backen, Opercula und nahe der Augen) (Abb. 15).

Abb. 14

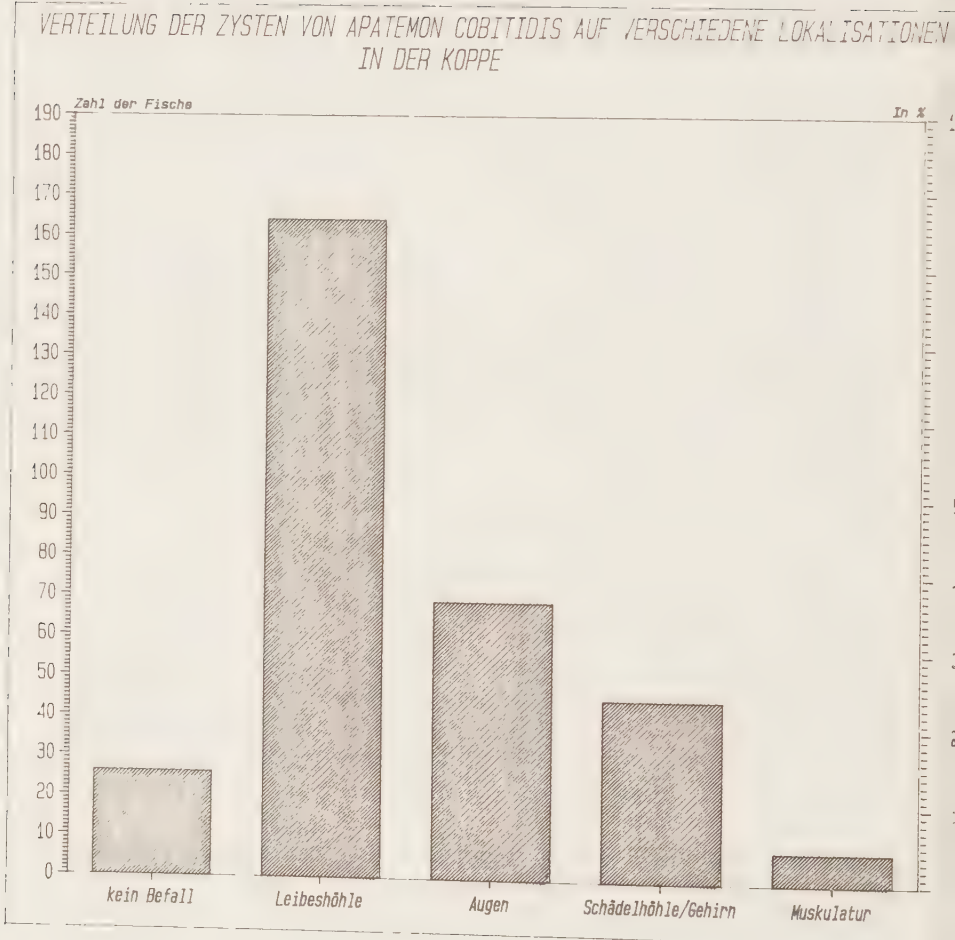


Abb. 15:
Zyste in der Subcutis
einer Koppe;
ca. 5 x nat. Größe

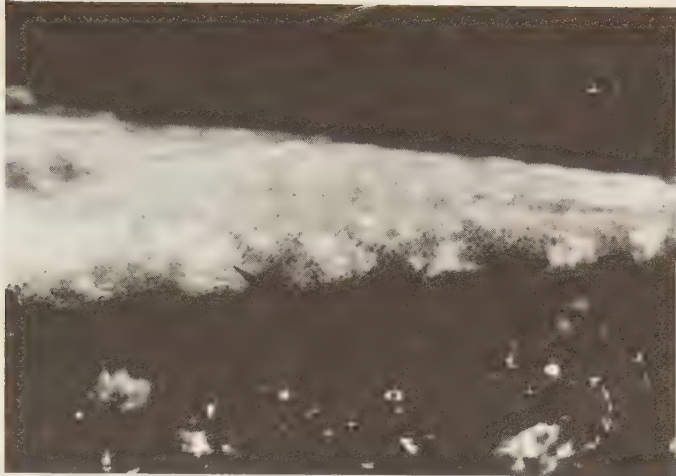


Abb. 16:
Zysten und wandernde
Metacercarien (◄) in der
Leibeshöhle einer Koppe;
ca. 5 x nat. Größe

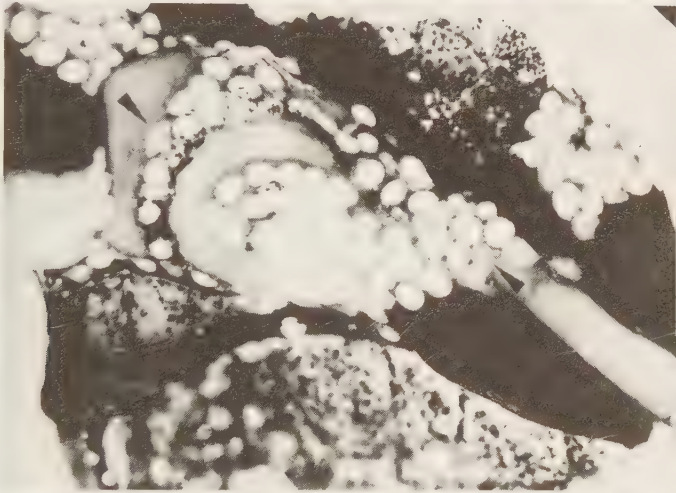


Abb. 17:
Einseitig erblindete
Koppe;
nat. Größe

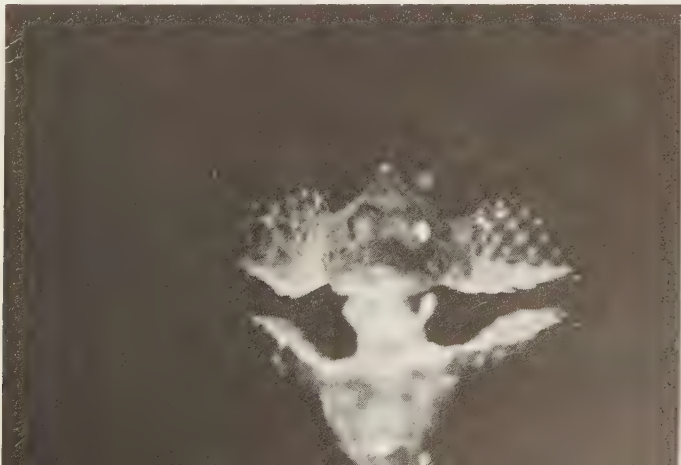


Abb. 18:
Zysten (◄) in beiden
Augenhöhlen einer
Koppe;
ca. 5 x nat. Größe

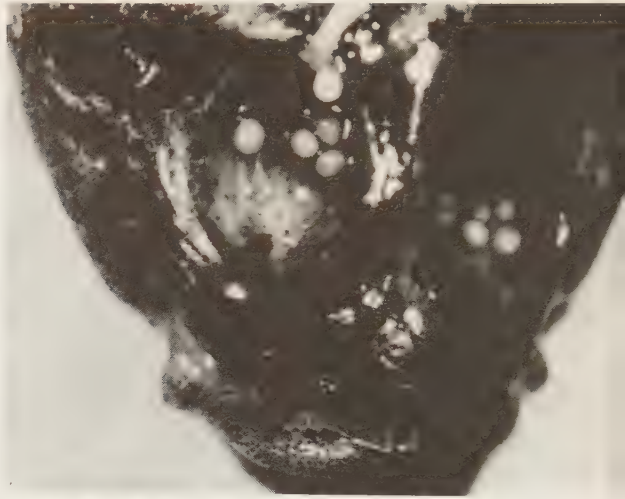


Abb. 19:
Im Auge wandernde Me-
tacercarie (◄)



Abb. 20:
Zysten (◄) auf dem
Mesencephalon einer
Koppe;
ca. 3 x nat. Größe



Bei stark infizierten Fischen sieht man die in der Körperhöhle gelegenen Zystenklumpen durch die Bauchhaut hindurch. Bei geöffneter Leibeshöhle erkennt man dann, daß diese Zystenhaufen (oft aus Zysten unterschiedlichen Alters und Metacercarien ohne Zystenhülle zusammengesetzt) den serösen Häuten der inneren Organe aufliegen (Abb. 16). Die infektiösen Zysten sind weiß und ähneln in Form und Größe kleinen Stecknadelköpfen. Unbeschädigte Zysten sind außerhalb der eigentlichen Hülle noch von einer gallertartigen, vom Wirt stammenden Schicht umgeben. Abgestorbene Zysten sind kleiner, von gelber Farbe und haben keinen gallertigen Überzug. Nur in seltenen Fällen sind Zysten mit dem Serosaüberzug eines Organs fest verwachsen; meist sind sie leicht verschieblich und das umliegende Gewebe scheint völlig unverändert. Reaktionen (zum Beispiel in Form einer Peritonitis) konnten nie beobachtet werden, nicht einmal bei den stärksten Infektionen mit mehr als 350 Zysten in der Leibeshöhle. Die Zysten liegen bevorzugt den Serosen des vorderen Gastrointestinaltrakts auf, dann folgt das Perikard und die engere Umgebung des Herzens. In einem einzigen Fall fanden sich 2 Zysten in der Hohlvene. Ganz selten nur liegen Zysten im hinteren Teil der Leibeshöhle und auf der Serosa der Gonaden.

Auch der Befall der Augen ist in Einzelfällen schon äußerlich kenntlich. Das Auge kann vollständig getrübt und blind sein (Abb. 17) oder (häufiger) einen Exophthalmus zeigen. Die Zysten liegen meist im retrobulbären Raum dicht an den Sehnerven und sind durch das Gaumendach hindurch sichtbar. Auf Abb. 18 liegen in beiden Augenhöhlen einer Koppe Zysten. Abb. 19 zeigt eine im Auge wandernde Metacercarie.

Der Befall des Gehirns läßt sich, wie schon erwähnt, eindeutig nur histologisch durch Serienschnitte verifizieren. Bei nicht zur Histologie verwendeten Köpfen kann man nach Abnehmen der Schädeldecke in wenigen Fällen die Zysten unter dem Schädeldach und unter den Meningen auf dem Gehirn liegen sehen (Abb. 20).

4.2.2 Histologische Befunde

Die hier geschilderten Befunde beruhen auf Schnitten von Wildfangfischen aus dem Königssee und experimentell infizierten Koppen. Dabei kann zwischen Veränderungen vor und nach der Encystierung unterschieden werden.

4.2.2.1 Befunde vor der Encystierung

In den histologischen Schnitten lassen sich verschiedene Alters- und Entwicklungsstadien beobachten. Die Größe der Larven nimmt im Laufe der Zeit bis zur Encystierung hin zu, und auch ihre Struktur ändert sich. Kurz nach der Infektion (experimentell infizierte Fische) bestehen die Cercarien aus ohne Zwischenräume gelagerten, stark basophilen Parenchymzellen, die von einer deutlichen Cuticula umgeben sind. Je nach Schnittführung lassen sich Mund- und/oder Bauchsaugnapf erkennen. Die Saugnäpfe werden mit zunehmender Größe der Larven deutlicher ausgeprägt. In diesem frühen Stadium ist die PAS-Reaktion negativ. Kurz vor der Encystierung (Metamorphose zur Tetracotyle) zeigen die Larvenkörper dann eine stark aufgelockerte Struktur mit stärker konturierten Zellgrenzen und die Somazellen werden PAS - positiv.

Lokalisationsorte der Larven sind die serösen Häute der Leibeshöhle, die quergestreifte Muskulatur des Kopfes und Rumpfes, das Mesencephalon und die dortigen Meningen, der Raum zwischen Schädelkapsel und Gehirn, der retrobulbäre Raum, die Orbita, die Retina des Auges und Blutgefäße der Kiemen. Für die Frage nach dem Wanderweg ist es bedeutsam, daß migrierende Larven bei den experimentell infizierten Fischen nur einmal in einem Blutgefäß gefunden wurden, sonst immer zwischen Muskel- oder Bindegewebszellen.

a. Muskulatur

Larvale Stadien wurden in der quergestreiften Muskulatur des Rückens und der Bauchwand der kranialen Körperhälfte so-

wie des Kopfes gefunden (Abb. 21). Die am Vorderende der wandernden Larven befindlichen Muskelfasern erscheinen vakuolisiert und zeigen einen Verlust der Streifung. Zelluläre Reaktionen um die Larve herum kommen nicht regelmäßig vor und bestehen, wenn vorhanden, aus kleinen lymphohistiozytären Zellen. Auch kleine Blutungen können auftreten. An anderen Stellen wieder erscheinen die umgebenden Muskelfasern nicht pathologisch verändert, sondern sind nur durch die Larve auseinandergedrängt.

b. Körperhöhle

Bei ganz frischen Infektionen (im Labor infizierte Fische) liegen die Trematoden frei in der Bauchhöhle zwischen den Organen; außer vereinzelt kleinen Blutungen ist zunächst keine Wirtsreaktion zu sehen. In späteren Infektionsstadien findet sich in ihrer Umgebung ein fibrinöses Exsudat, das Lymphozyten und Histiozyten enthalten kann. Teilweise liegen die Larven direkt Organen an und es sieht so aus, als ob sie mit Hilfe ihrer Saugnäpfe am jeweiligen Organ (besonders an der Leber) fixiert sind. Im Gegensatz dazu finden sich bei Wildfangfischen gewöhnlich Larvenstadien unterschiedlichen Alters nebeneinander und zwischen bereits encystierten oder sogar degenerierten Formen im Bindegewebe (Abb. 22).

c. Gehirn und Schädelkapsel

Bei den experimentell infizierten Fischen konnte im Mesencephalon eine vom Rand des Lobus opticus her ins Gehirngewebe einwandernde Larve gefunden werden, die von einem Wall basophiler Lymphozyten umgeben war. Auch im Spaltraum zwischen Lobus opticus und Torus semicircularis des Mesencephalon bzw. im letzteren fanden sich Larven, manche ebenfalls von Zellen und Gliainfiltraten umgeben, andere scheinbar reaktionslos im Gewebe liegend. Abb. 23 zeigt auf einem Schnitt des Mesencephalons zwei Larven, eine direkt unter den Meningen auf dem Lobus opticus, die andere am Rand des Fasciculus longitudinalis lateralis. Diese Larve ist auf Abb. 24 vergrößert dargestellt. Um eine zwischen den beiden

Lobi optici eindringende Larve ließ sich eine größere Menge azidophiles Exsudat feststellen. Bei den untersuchten Wildfangfischen, unter denen keine ganz frischen Infektionen waren, fanden sich im Gehirn selbst keine Wanderlarven.

d. Auge und Umgebung der Augen

Für die noch nicht encystierten Formen vom *Apatemon cobitidis* scheint die Retina der Augen ein bevorzugter Aufenthaltsort zu sein; sie lassen sich dort sehr häufig in Gruppen von 2 - 3 Larven beobachten, wobei die Stadien auch, wie an der Größe kenntlich, unterschiedlich alt sein können (Abb. 25). In der Retina bevorzugen sie die Pigmentzellschicht und die anschließende Schicht der Zapfen und Stäbchen. Vor allem die erstgenannte Schicht wird dabei total zerstört; sie erscheint im histologischen Schnitt zerrissen und von der Nervenzellschicht der Zapfen und Stäbchen abgelöst. Aber auch diese Schicht kann zerstört sein. An manchen Stellen sind überhaupt keine Pigment- oder Nervenzellen mehr vorhanden. Manchmal lassen sich kleine Blutungen feststellen. Die in der Retina liegenden Larven zeigen in ihrem Darm deutlich Spuren von Retinapigment (Abb. 26). Zum Teil kann man im Schnitt beobachten, wie Pigmentzellen mit Hilfe der Saugnäpfe abgelöst werden. Ältere, an ihrer Größe und lockeren Struktur als vor der Encystierung stehend kenntliche Larven bevorzugen eher den Raum zwischen Sklera und den den Bulbus umgebenden Muskeln, oft in unmittelbarer Nähe der Nervi optici (Abb. 27). Auch diese Larven scheinen noch Wirtssubstanz aufzunehmen.

e. Kiemen

Bei einem der experimentell infizierten Fische ließ sich in einer an der Basis einer Kiemenlamelle gelegenen Vene eine junge Wanderlarve finden (Abb. 28). Ältere Larven oder Zysten wurden nie nachgewiesen.

Abb. 21:
Wandernde Larve in
der Rückenmuskulatur;
HE, 150 x
m quergestreifte Mus-
kulatur
c Cutis
▶ lymphohistiozytare
Zellen

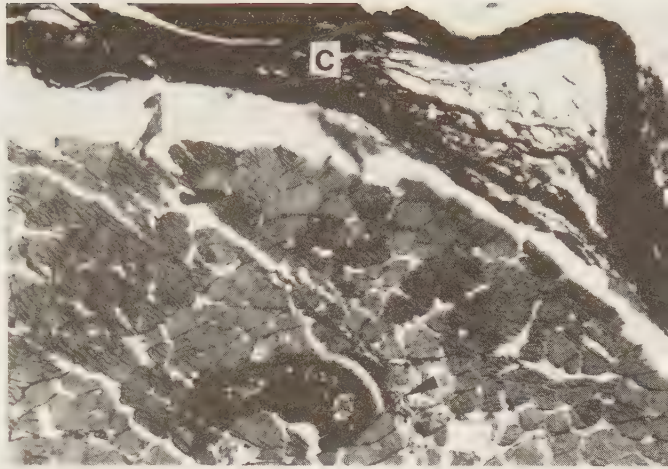


Abb. 22:
Wandernde Larve in
der Bauchhöhle;
HE, 200 x
l Leber

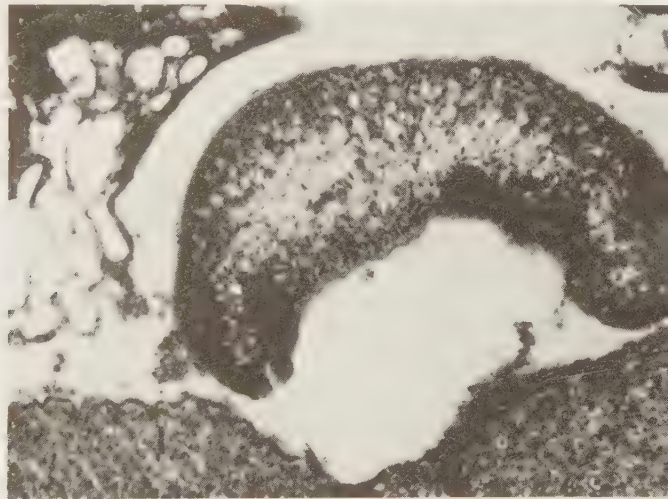


Abb. 23:
Wandernde Larven (▶)
im Mesencephalon;
HE, 35 x
lo Lobus opticus
fl Fasciculus longi-
tudinalis latera-
lis
m Meningen

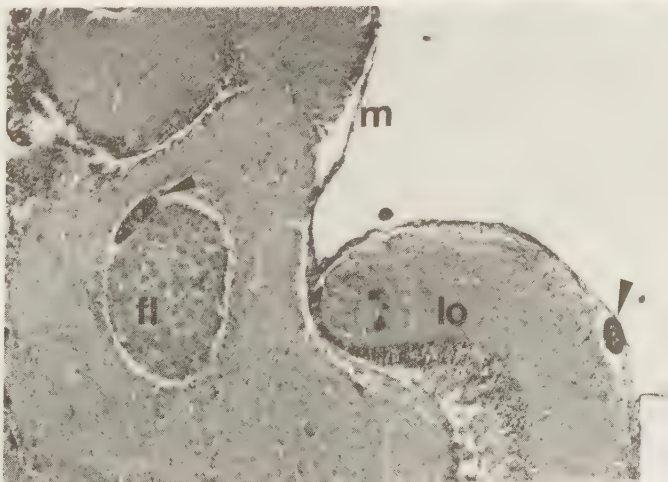


Abb. 24:
Larve im Mesencephalon;
HE, 375 x
fl Fasciculus longitudinalis

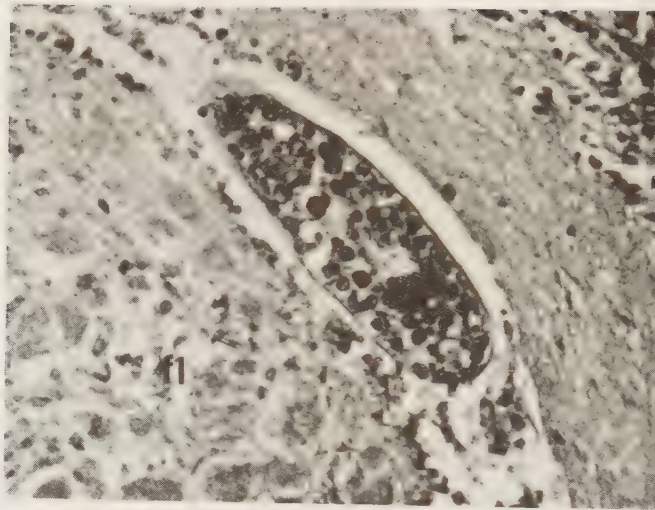


Abb. 25:
Unterschiedlich alte
Larvenstadien in der
Retina;
HE, 150 x
s Sklera
p Pigmentzellschicht
zs Schicht der Zapfen
und Stäbchen
k Körnerschichten



Abb. 26:
Larve mit Retinapig-
ment im Darm (►);
HE, 600 x

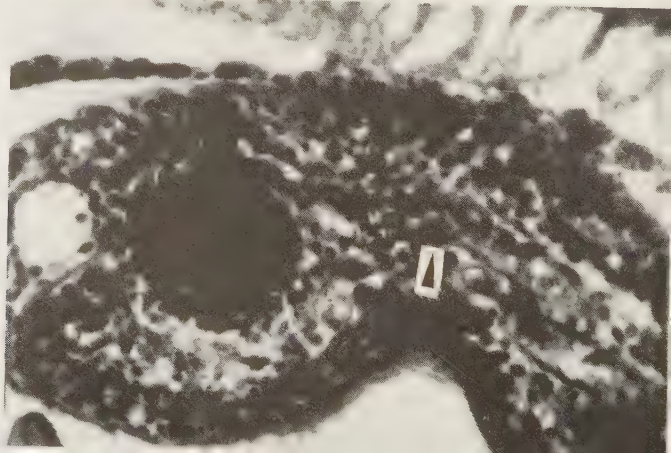


Abb. 27:
 Larve (►) im retro-
 bulbären Raum;
 HE, 37,5 x
 no Nervus opticus
 mk medianer Knorpel
 r Retina
 mm Augenmuskulatur
 g Schleimhaut des
 Gaumendachs

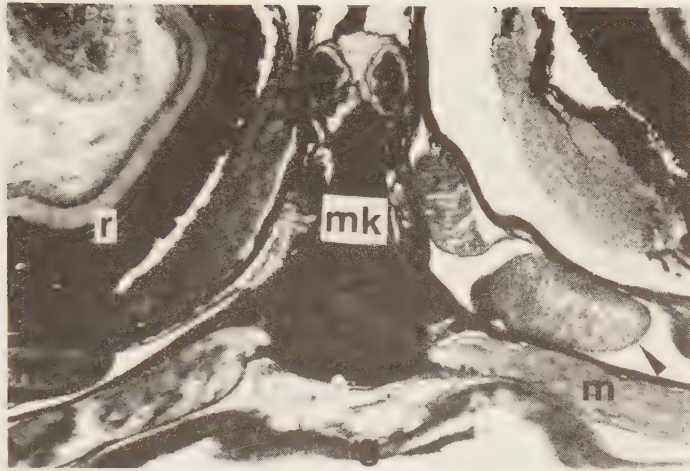


Abb. 28:
 Larve (►) in Kiemen-
 venole;
 HE, 275 x

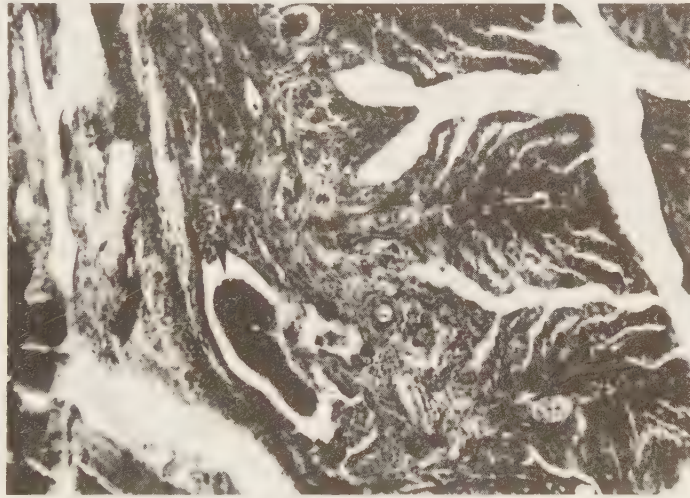


Abb. 29:
 Zyste, von spindel-
 förmiger Wirtskapsel
 umgeben, in der Au-
 genmuskulatur;
 HE, 95 x
 t Tetracotyle
 p Parasitäre Hülle
 w von Wirt gebildete
 Hülle
 m Muskulatur



4.2.2.2 Befunde nach der Encystierung (= Zysten)

Die Zysten von *Apatemon cobitidis* zeigen im histologischen Schnitt einen ganz charakteristischen Aufbau: die das Lumen ausfüllende Metacercarie, die aufgrund der harten Zysten-hülle beim Schneiden meist zerreißt oder herausgedrückt wird, ist von einer dünnen hyalinen Membran umgeben, an die sich die eigentliche, aus festem konzentrisch geschichtetem kernarmem Bindegewebe bestehende Zysten-hülle anschließt. Ihr äußerstes Drittel ist von dunkelbraunen Pigmentkörnchen durchsetzt, die sich stellenweise fleckig verdichten und den äußeren Teil der Hülle braun färben. Daran schließt sich noch eine Schicht lockeres, kernhaltiges, gefältelt erscheinendes Bindegewebe an. Bei nach Gomori gefärbten Zysten-hüllen lassen sich im äußeren Teil der parasitären Hülle feine Retikulinfasern erkennen; die Hülle selbst färbt sich nach Trichrom Masson blau, und nach Weigert -van Gieson rotbraun, was zeigt, daß sie aus kollagenem Bindegewebe besteht.

a. Muskulatur

Fertig ausgebildete Muskelzysten sind ein eher seltener Befund. Sie liegen meist nicht weit unter der Haut und sind, wie die Larven auch, am häufigsten in der Muskulatur des Kopfes und Rumpfes. Bei den quergestreiften Muskeln erscheinen die Muskelfaserbündel auseinandergedrückt, aber nicht pathologisch verändert. Es können sich Bindegewebskapseln um die Zysten bilden, die diesen ein spindelförmiges Aussehen verleihen (Abb. 29). Als Besonderheit kommen hin und wieder auch Zysten in der glatten Muskulatur des Verdauungstraktes vor. Bei diesen Zysten sind die äußere Zysten-hülle und die anliegenden Muskelfasern fest miteinander verwachsen, ohne daß eine zusätzliche Kapsel sichtbar wäre.

b. Leibeshöhle und Organe

Der bevorzugte Lokalisationsort für die Zysten von *Apatemon cobitidis* ist die Leibeshöhle und hier wieder die serösen Häute des vorderen Verdauungstrakts, aber auch das Peri-

kard und seine Umgebung und selten die Oberfläche der Gonaden. Die Zysten liegen fast immer an der Ventralseite dieser Organe. Sie bilden große zusammenhängende Klumpen, die bindegewebig miteinander verbunden sind. Dazwischen liegt immer wieder Fettgewebe (Abb. 30). Zysten können dem serösen Überzug von Organen wie z.B. der Leber so dicht aufliegen, daß sie bindegewebig ins Organ hineinwachsen. Als Besonderheit fanden sich bei 2 der untersuchten Fische Zysten im Leberparenchym. Auch hier scheinen die Leberzellen verdrängt. Angrenzende Gewebsbezirke sind aufgeheilt und die Zellen geschrumpft, was auf eine lokale Druckatrophie hinweist.

c. Gehirn und Schädelhöhle

Zysten, die direkt in der Gehirnmasse liegen, wurden bei zwei Wildfangfischen gesehen. Beide Male befanden sich die Zysten in der Regio olfactoria des Telencephalons. Das umliegende Gehirngewebe ist verdrängt, ohne daß pathologische Veränderungen sichtbar wären. Beide Zysten berühren noch den subarachnoidalen Raum. Ob die Gehirnhäute in die Zystenhülle einbezogen sind, läßt sich nicht erkennen. Regelmäßig finden sich dagegen Zysten im Fettgewebe des subarachnoidalen Raums, der offenbar bessere Voraussetzungen für eine erfolgreiche Encystierung bietet (Abb. 31). Sie wurden im Diencephalon und im Bereich des Mesencephalon angetroffen.

d. Augen und deren Umgebung

Sie sind nach der Körperhöhle die zweite wichtige Zystenlokalisationsstelle. Dabei wurden in der Retina nur zweimal Zysten gefunden, obwohl noch nicht encystierte Larven dort sehr häufig auftreten. Ansonsten befanden sich die Zysten im retrobulbären Raum, in den bindegewebigen Spalten zwischen Muskelfaserbündeln um das Auge und im Bereich des Nervus opticus. Die Zysten innerhalb des Auges liegen direkt auf der Sklera in der Retina, wobei bei einer Zyste eine subsklerale Blutung festgestellt werden konnte. Im retrobulbären Raum liegen auf einem Schnitt manchmal 3 - 4 Zysten beieinander.

Abb. 30:
Zyste in der Leibes-
höhle;
HE, 95 x
f Fettgewebe
l Lebergewebe

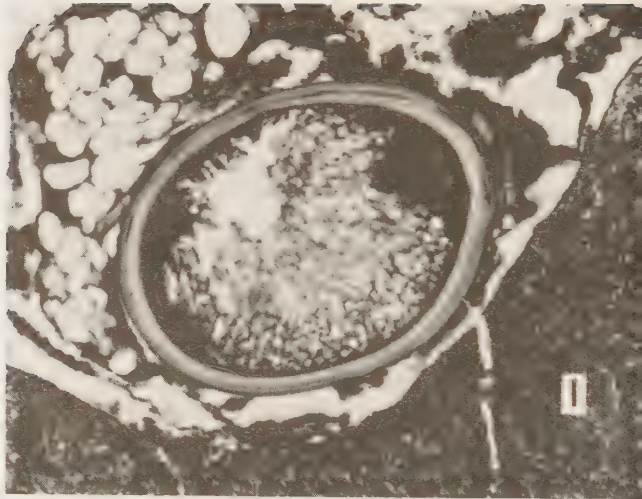
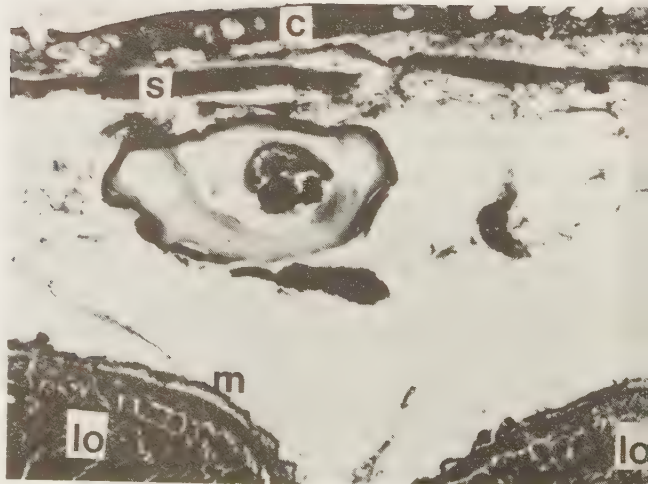


Abb. 31:
Zyste in den Meningen
des Mesencephalons;
HE, 75 x
lo Lobus opticus
m Meningen
s Schädelknochen
c Cutis



Sie sind von Bindegewebshüllen umgeben, die wieder im retrobulbären Fettgewebe liegen. In einem Fall konnte unter beiden Augen eines Fisches im bindegewebigen Spalt zwischen der Sklera und dem nächsten Muskelfaserbündel fibrinhaltiges Exsudat festgestellt werden, das auf einer Seite Entzündungszellen enthielt. Die vom Wirt gebildete Bindegewebskapsel um die eigentlichen Zysten trägt oft Pigmenteinlagerungen. Von den untersuchten Wildfischen hatte ein gutes Drittel Zysten im retrobulbären Raum.

4.3 Zoogeographie

Zur Erstellung der Zoogeographie des Parasiten *Apatemon cobitidis* ist die Erfassung aller Wirte notwendig (Abb. 32).

Stockenten (*Anas platyrhynchos*) können zwar überall auf dem See beobachtet werden (NITSCHKE, PLACHTER 1987), die Enten finden sich aber in größeren Ansammlungen an den Touristenanlaufpunkten, den Anlegestellen von Königssee, St. Bartholomä und Salet sowie am Reitlgraben.

Die Schnecke *Radix ovata* kommt an allen Uferregionen des Königssees bis in 10 m Tiefe mit Ausnahme der Steilwände häufig vor. Von 780 untersuchten Schnecken waren 8 (1,03 %) mit den Gabelschwanzcercarien von *Apatemon cobitidis* infiziert. Sie verteilen sich auf den Königssee wie folgt: St. Bartholomä: 4; Christlieger: 2; Dorf Königssee: 1; Malerwinkel: 1 (Abb. 32). Im Obersee ist die Schnecke ebenfalls häufig; 10 als Stichprobe entnommene Schnecken zeigten jedoch keine Infektion mit *Apatemon cobitidis*.

Die größten Koppenvorkommen im Königssee liegen entlang der Uferregion der Halbinsel von St. Bartholomä mit Populationsdichten von 2 - 3 Koppen /m², wobei man unter einem größeren Stein oft schon diese Zahl findet. Es folgen die Uferregion am Dorf Königssee, die vorgelagerte Insel Christlieger und der Reitlgraben gegenüber St. Bartholomä. Im Malerwinkel, an der Anlegestelle Kessel, nördlich der Anlege-

stelle Salet und an der Schrainbachmündung finden sich vergleichsweise wenige Koppen. Keine Koppenvorkommen gibt es an den verschlammten Anlegestellen von Königssee sowie am Hinterende des Sees südwestlich der Anlegestelle von Salet. Auch die Steilwände wie Echo- und Falkensteinerwand stellen keinen Lebensraum für Koppen dar. Die am Bootshaus des Obersees vorgenommene Stichprobe ergab eine etwa den Verhältnissen am Reitlgraben entsprechende Koppenpopulation.

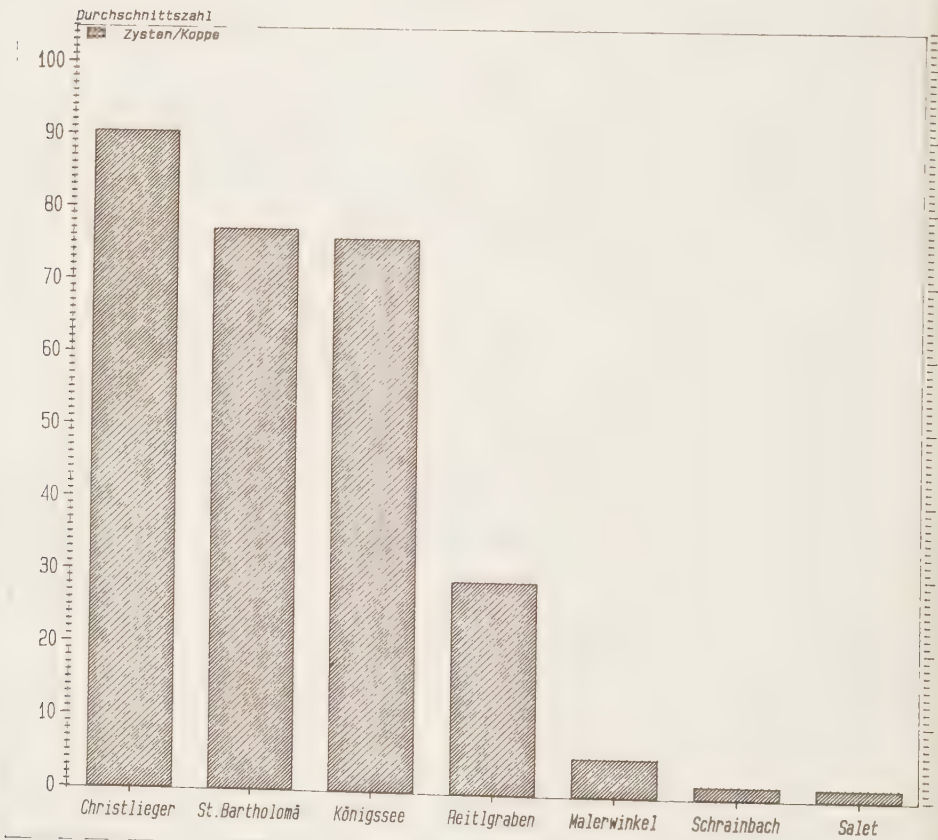
Bei der Untersuchung der Verteilung des Parasiten ergaben sich folgende Resultate. Befallsraten von 100 % fanden sich am Dorf Königssee, Christlieger und Reitlgraben, gefolgt von St. Bartholoma mit 97,94 %. Am Malerwinkel waren 66,67 % der Koppen befallen, am Salet 58,33 % und an der Schrainbachmündung nur 28,12 % (Abb.33). Die durchschnittliche Zystenanzahl pro Fisch beträgt am Christlieger 90,37, gefolgt von St. Bartholoma mit 76,99 Zysten, dem Dorf Königssee mit 75,80 Zysten, dem Reitlgraben mit 29,00 und dem Malerwinkel mit 5,17 Zysten/Koppe. Ganz geringe Infektionszahlen finden sich am Salet und an der Schrainbachmündung mit 1,63 bzw 1,60 Zysten/Koppe (Abb. 33). Zur unterschiedlichen Verteilung der Infektionsgrade gering (1 - 10 Zysten), mäßig (11 - 50 Zysten), stark (51 - 100 Zysten) und sehr stark (> 100 Zysten) siehe Abb.34. Die unterschiedliche Größe der Kreisdiagramme bezieht sich auf die jeweiligen Infektionsraten, wobei 20 mm Kreisdurchmesser einer Infektionsrate von 100 % der Koppen entsprechen. Am Obersee waren 100 % der 11 untersuchten Koppen befallen, wobei die durchschnittliche Zystenanzahl/Koppe 27,91 betrug.

Abb. 32:
VORKOMMEN DER WIRTE VON
APATEMON COBITIDIS IM
KÖNIGSSEE



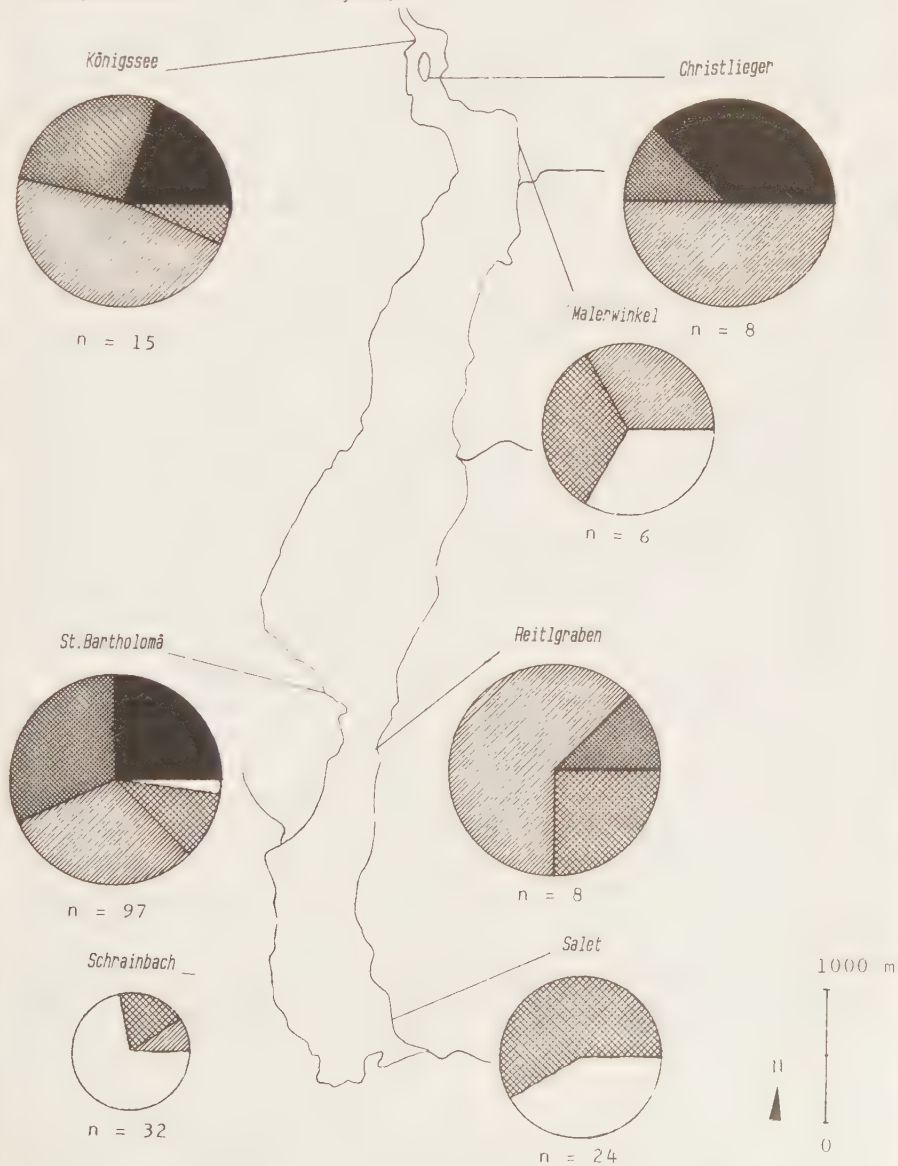
Abb. 34

DURCHSCHNITTliche BEFALLSZahl VON KOPpen AN VERSCHIEDENEN LOKALISATIONEN
IM KÖNIGSSEE



BEFALLSINTENSITÄT MIT APATEMON COBITIDIS AN VERSCHIEDENEN LOKALISATIONEN IM KÖNIGSSEE

- ▲ sehr starker Befall (> 100 Zysten)
 ▴ starker Befall (51 - 100 Zysten)
 ▵ mäßiger Befall (11 - 50 Zysten)
 ▴ geringer Befall (1 - 10 Zysten)
 ▽ kein Befall



5 Diskussion

5.1 Der Zyklus

Insgesamt fällt auf, daß der Zyklusdurchlauf im Experiment viel länger dauert, als in der Literatur (VOJTEK 1964, KNAACK 1971, RIEHL 1974) angegeben. Schon die Miracidien benötigen in allen untersuchten Temperaturbereichen mehr Zeit, als von den verschiedenen Autoren angegeben. Dabei verläuft die Entwicklung insgesamt sehr ungleichmäßig, obwohl die Eier nach Gewinnungstag aus der Ente getrennt angesetzt worden waren. So finden sich zum Zeitpunkt des ersten Schlupfes von Miracidien immer noch Eier in der selben Probe. Sie sehen teilweise noch aus wie frisch aus dem Kot isoliert, sind aber nicht abgestorben, sondern können sich, wenn mehr Zeit vergeht noch ganz normal entwickeln. Die Eier scheinen also teilweise eine gewisse Ruhezeit durchzumachen, vielleicht, um das Auftreten infektionsfähiger Miracidien über einen längeren Zeitraum hin sicherzustellen, und so die Infektionsmöglichkeit einer Schnecke zu erhöhen. Eine weitere Erklärung liegt wohl auch darin, daß die Adulti sich erst nach und nach entwickeln, da die Metacercarien nur protrahiert aus dem Muskelmagen (VOJTEK und VOJTKOVA 1974) in den Darm gelangen und die Eier daher von unterschiedlich alten Adulti stammen. Bei Temperaturen von 16°C, die im Königssee schon im oberen Bereich liegen (SIEBECK 1985), dauert die Entwicklung zum Miracidium günstigstenfalls 43 Tage, während bei 6 - 7°C, wie sie in größerer Tiefe und im Zuflußbereich von Bächen die Regel sind (SIEBECK 1982), keine Entwicklung stattfindet, wenn auch die Eier nicht absterben.

Die im Experiment ermittelten Maße der Miracidien sind etwas kleiner als die von VOJTEK (1964) angegebenen, ansonsten stimmt die Morphologie überein. Diese Unterschiede lassen sich möglicherweise durch die labortechnische Behandlung erklären.

Die experimentelle Infektion der Schnecken war mit nur einem Sechstel nicht infizierter Tiere sehr erfolgreich.

ODENING (1971) hatte bei Schneckeninfektion im Labor mit *Cotylurus variegatus*-Miracidien nur eine Erfolgsrate von 25 %. Der Versuch bestätigt auch *Radix ovata* als (einzigen) Zwischenwirt. Die Entwicklungszeit bis hin zur Cercarie ist wieder um einiges länger, als in der Literatur (VOJTEK 1964, KNAACK 1971) angegeben, auch das sicher aufgrund der niedrigen Wassertemperaturen während der Versuche. Die von den Königsseeschnecken abstammenden Versuchsschnecken und später die verwendeten Koppen mußten bei 11 - 12 °C gehältert werden, um ihr Überleben zu sichern. Die Morphologie der Mutter- und Tochtorsporocysten, sowie der Cercarien entspricht den Angaben von KNAACK (1971) und VOJTEK (1964). Auffällig ist wieder der unterschiedlich schnelle Verlauf der Entwicklung zur Cercarie, so daß sich in den Schnecken z. T. alle Stadien nebeneinander finden lassen. Diese Beobachtung läßt sich aber wahrscheinlich auf den unterschiedlichen Entwicklungsgrad der zugegebenen Eier-Miracidien-Suspension zurückführen.

Im Zusammenhang mit dem Endwirt, der Stockente, ist es interessant, daß bei Reinfektion mit *Apatemon cobitidis* sowohl nach 2 Wochen als auch nach 5 Monaten keine bzw. nur noch eine minimale Eiausscheidung herbeizuführen ist. Diese Immunität wurde im Zusammenhang mit *Apatemon cobitidis* noch nie beschrieben. OLSON (1970) fand aber ähnliche Ergebnisse bei mit *Cotylurus erraticus* infizierten Möwen, bei denen wiederholte Infektionen ebenfalls eine immer geringere Eiausscheidung bedingten und die Immunität sogar nach einem Jahr noch erhalten war. Sie hängt jedoch, wie ODENING (1970) am Beispiel von *Cotylurus cucullus* ebenfalls bei Möwen anführt, sehr stark von der Kondition und spezifischen Reaktion des jeweiligen Wirtsvogels und natürlich der Intensität der Infektion ab, die bei entsprechender Stärke für einen Teil seiner Versuchsvögel tödlich war. ODENING (1970) fand aber auch, daß sehr junge Tiere bis 2 Monate Alter leichter einem Massenbefall erliegen. Bei *Apatemon cobitidis* scheint es sich genau umgekehrt zu verhalten. Die verwendeten Jungenten zeigten viel weniger geschlechtsreife Würmer im Darm (bei gleicher Infektionsstärke), außerdem

eine längere Prapatenzzeit (5 statt 3 - 4 Tage und eine kürzere Patenzzeit (3 - 4 statt 8 - 9 Tage). Da allerdings nur 4 drei Wochen alte Jungenten zur Verfügung standen, kann es sich hier um einen Zufallsbefund handeln.

Allgemein läßt sich sagen, daß *Apatemon cobitidis* für die Stockenten im Königssee kein großes Problem darstellt. Bei den Versuchsstockenten, die die Dosis erhielten, die einer Muhlkoppe mit durchschnittlichem Zystenbefall (ca. 100 Zysten) entspricht, zeigten sich keinerlei Störungen des Allgemeinbefindens. Die Aufenthaltsdauer der Würmer ist zudem mit 8 - 9 Tagen sehr kurz und die gefundenen Schleimhauthämorrhagien sind eher geringfügig. Die mindestens 5 Monate dauernde Immunität verhindert zudem weitgehend eine Neuinfektion. Da Koppen ohnehin nicht die Hauptnahrung der Stockenten, sondern eher eine gelegentliche Beigabe sind (ZUR STRASSEN 1911), ist die Wahrscheinlichkeit einer tödlichen Masseninfektion (durch Aufnahme von Koppen mit 350 Zysten theoretisch möglich) eher gering.

5.2 Das Krankheitsbild

5.2.1 Pathologische Anatomie

Das makroskopisch-anatomische Bild deckt sich, von einigen kleinen Differenzen abgesehen, im wesentlichen mit den Angaben der verschiedenen Autoren (ZANDT 1924, VOJTEK 1964, KNAACK 1971, VOJTEK 1972, RIEHL 1974, KRITSCHER 1983). ZANDT (1924) findet allerdings die Muskulatur sehr stark von Zysten durchsetzt, und bei Larven im Peritoneum "immer eine, teilweise sehr starke Peritonitis mit Blutergüssen und Ausscheidung von blutigem Exsudat". Diese Befunde können für die Königsseekoppen nicht bestätigt werden. Auch hatten seine Koppen zahlreiche Zysten an den Kiemenbögen, bei den Königsseekoppen wurde nur zweimal eine solche Zyste gesehen. KNAACK (1971) findet die Zysten bevorzugt auf den Gonaden, ebenso KRITSCHER (1983), allerdings beide bei Bartgrundeln und nicht bei Koppen, wo diese Lokalisation eine Ausnahme

ist. Bei der Koppe wird offensichtlich der vordere Teil der Leibeshöhle bevorzugt.

Über die prozentuale Verteilung der Zysten auf die verschiedenen Lokalisationen existieren in der Literatur keine vergleichbar genauen Angaben.

5.2.2 Histologie

Die in den histologischen Schnitten gemachten Beobachtungen sind im wesentlichen denen vergleichbar, die schon in der Literatur für *Apatemon cobitidis* beschrieben worden sind. Auch VOJTEK (1972) erwähnt die Umlagerung von wandernden Cercarien durch "freie Zellen", wie er sie bezeichnet. Diese Zellen sind nach seinen Angaben an der Bildung der äußeren Zystenhülle beteiligt. Er beschreibt auch die Exsudation in den retrobulbären Raum und den daraus resultierenden Exophthalmus. KNAACK (1971) findet den auch in dieser Untersuchung festgestellten Befall der Augen mit Schädigung des Nervus opticus. Beides hat er allerdings nicht histologisch dokumentiert.

Die histologischen Untersuchungen ergaben, daß wandernde Cercarien auch ins Gehirn eindringen, es durchqueren und dort Zysten bilden können. Die Larven wandern offensichtlich durch die Mukosa und Submukosa von Mund- und Kiemenhöhle, bis sie auf die Nervi optici stoßen. Entlang dieser Nerven gelangen sie dann entweder in die Retina oder zum Chiasma opticum. Der Eintritt ins Zentralnervensystem erfolgt wahrscheinlich über Foramina verschiedener Gehirnnerven und zwar wieder besonders des N. opticus. Im Gehirn wandern die Larven dann bevorzugt in den Spalträumen zwischen verschiedenen Gehirnteilen und unter den Meningen. Betroffen sind hauptsächlich Telencephalon (2x), Diencephalon (1x) und Mesencephalon (5x), wobei gerade das letztere für den Visus und die Koordination der verschiedenen Sinneseindrücke zuständig ist (HIBIYA 1982). Als Wanderoute erscheint bei Cercarien der Weg durch Muskulatur und Bindegewebe sowie zwischen den

Organen der Leibeshöhle bedeutsam; der im Blutgefäßsystem ist, wie der einzige Fund in einer Kiemenvenole zeigt, eher von untergeordneter Bedeutung.

Es gibt eine ganze Reihe mit *Apatemon cobitidis* verwandte, ebenfalls zu den Strigeidae zählende Trematoden, von denen histologische Bilder bekannt sind, die den hier gefundenen zumindest sehr ähnlich sind. So durchwandern Larven des in Nordamerika vorkommenden Parasiten *Diplostomum baeri-eucaliae* (HOFFMAN, HUNDLEY 1957) ebenfalls bevorzugt den Lobus opticus des Mesencephalons von Stichlingen und bilden dort auch Zysten in und auf der Gehirnmasse. Das gleiche Bild beschreibt FERGUSON (1943) für *Diplostomum flexicaudum* bei Forellen und Elritzen und ERASMUS (1959) für den selben Parasiten wieder bei Stichlingen. *Ornithodiplostomum ptychocheilus* - Zysten bevorzugen die Gehirnoberfläche der Lobi optici, des Kleinhirns und der Valvula cerebelli (RADABAUGH 1980).

Interessant ist die Tatsache, daß die wandernden Cercarien von *Apatemon cobitidis* gerade die für den Visus ausschlaggebenden Schichten der Retina zerstören. Eine direkte Schädigung des Sehnerven kann allerdings trotz der engen Nachbarschaft der Cercarien und Zysten zu diesem Nerv nur vermutet, aber nicht nachgewiesen werden. Das gleiche Bild der Retinazerstörung beschreiben HOFFMAN und HUNDLEY (1957) auch für die *Diplostomum baeri-eucaliae* - Cercarien bis hin zur Aufnahme von Retinasubstanz durch die Larven. Auch andere Diplostomula können ausnahmsweise einmal die Netzhaut invadieren.

Bei Schnitten von Organen der Leibeshöhle von Koppen wurde schließlich festgestellt, daß die *Apatemon cobitidis*-Cercarien offensichtlich auch in Organe wie die Leber und die glatte Muskulatur des Verdauungstraktes eindringen und dort auch Zysten bilden. Sie bleiben also nicht unbedingt, wie bisher angenommen, ausschließlich auf die Oberfläche und die serösen Häute beschränkt.

5.3 Auswirkungen auf den Fisch und Ökologie des Zyklus

Was die Konsequenzen des Parasitenbefalls für den Fisch betrifft, so sind die vergleichsweise wenigen Parasiten in Augen und Gehirn von größerer Bedeutung als die große Masse in der Körperhöhle. Bei einem Drittel der befallenen Fische werden die Augen in Mitleidenschaft gezogen, und immerhin noch bei einem Viertel der in Serie geschnittenen Koppenköpfe waren Zysten oder Larven im oder am Gehirn anliegend innerhalb der Schädelkapsel. Die Vermutung liegt also nahe, daß diese Fische in ihrem Visus behindert sind, einmal durch die Retinaschädigung, zum zweiten durch eine Schädigung des Sehnerven, und schließlich auch zentral, da die im Gehirn gefundenen Stadien eine deutliche Präferenz für jenen Teil des Organs zeigen, der für den Visus und die Bewegungskoordination zuständig ist.

Am Königssee wurden beim Entnehmen der Probefische einige Beobachtungen gemacht, die sich als Hinweis auf eine diesbezügliche Schädigung der Koppen interpretieren lassen, und zwar in St. Bartholmä, wo der Infektionsgrad und die Infektionsintensität sehr hoch sind. Immer wieder fielen einzelne Fische auf, die nicht in der Lage waren, ihre Farbe dem Untergrund anzupassen, und die daher sehr leicht sichtbar waren. Als zwei dieser Fische nach dem Fang probeweise mit "normal" gefärbten Koppen in ein Aquarium mit einem weißen Boden gesetzt wurden, blieben sie dunkelbraun im Gegensatz zu den anderen Koppen, die eine hellbraun-gelbliche Farbe annahmen (Abb. 35). Weiterhin konnte die subjektive Beobachtung gemacht werden, daß die stark befallenen Fische, beispielsweise vor St. Bartholomä sehr reaktionsträge und praktisch mit der Hand zu fangen sind, während die kaum befallenen Fische an der Schrainbachmündung sehr viel flinker waren.



Abb. 35: Gestörte Farbanpassung bei einer Koppe mit Zystenbefall

Andererseits scheint die Futteraufnahme bei den parasitierten Fischen nicht gestört zu sein, obwohl nach HYSLOP (1982) und WELTON (1983) die Koppe bei der Jagd vorrangig auf ihren Visus angewiesen ist, wenn auch bei diesem, vorwiegend dämmerungsaktiven Fisch das gut entwickelte Seitenlinienorgan sicher eine große Rolle spielt. Bei der Sektion der Freilandfische vor Ort wurde öfter interessehalber der Mageninhalt untersucht. Unter anderem fanden sich in einer mit 160 Zysten befallenen Koppe eine kleine (ebenfalls schon parasitierte) Koppe, in einem 250 Zysten enthaltenden Fisch 4 Schnecken der Art *Radix ovata* und diverse Insektenlarven und in einem 90 Zysten enthaltenden Fisch schließlich eine kleine Elritze. Bei allen drei Koppen waren Zysten im retrobulbären Raum vorhanden. Es wurde auch versucht, mit statistischen Methoden eine Korrelation zwischen der (zunehmenden) Zystenanzahl und dem Korpulenzfaktor, der ja abnehmen müßte, herzustellen. Diese Berechnungen brachten keinen Hinweis auf einen solchen Zusammenhang. Auch das makroskopisch unbeeinträchtigte Erscheinungsbild der Koppen widerspricht der Theorie einer parasitären Beeinträchtigung. Inwieweit das Seitenlinienorgan die Schädigung des Visus allerdings

ausgleichen kann, ist schwer zu sagen. Im Aquarium im Institut gehaltene, hochgradig infizierte Königsseekoppen aus St. Bartholomä überlebten über ein Jahr und nahmen ganz normal Nahrung auf. Diese Beobachtung bestätigen KNAACK (1971) und VOJTEK (1972), die ebenfalls infizierte Fische in Aquarien hielten, und sie in guter Kondition und voll in der Lage fanden, sich zu ernähren und fortzupflanzen.

Diese Beobachtungen legen trotzdem noch die Vermutung nahe, daß es sich um eine gezielte Anpassungsstrategie des Parasiten dahingehend handeln könnte, daß die Aufnahme der Metacercarien durch den Endwirt, die Stockente, erleichtert wird und dadurch das Vollenden des Zyklus gewährleistet ist. Keinen Sinn hätte es ja für den Parasiten, seinen Wirt in dessen Grundlebensfunktion Futteraufnahme so zu behindern, daß der Fisch verendet, bevor er vom Endwirt aufgenommen werden kann. Stockenten sind zwar Allesfresser, aber keine spezialisierten Fischfänger (ZUR STRASSEN 1911), so daß eine Koppe, die eine leichtere Beute darstellt, für den Parasiten ein großer Vorteil ist.

Es ist allerdings äußerst schwierig, vermutete Verhaltens- und Reaktionsänderungen bei einem Fisch wie der Koppe, die zudem von Natur aus bewegungsarm ist, unter Laborbedingungen objektiv nachzuweisen. Die Beziehungen zwischen Parasiten, Wirten und deren Freßfeinden innerhalb eines Ökosystems sind überdies sehr komplex und die Feststellung, inwieweit ein Parasit in diesem System Einfluß nimmt, sehr schwierig. In der Literatur gibt es aber einige Untersuchungen zu diesem Thema. Es soll im Folgenden versucht werden, auf die wichtigsten Punkte daraus einzugehen.

Vermutungen, daß auch fischpathogene Metacercarien das Verhalten ihres 2. Zwischenwirts verändern, gibt es schon lange. ROTHSCILD (1962) vertritt die These, daß es für jeden solchen Parasiten überlebenswichtig ist, die Chance zu erhöhen, daß sein 2. Zwischenwirt vom Endwirt gefressen wird. Ähnlich experimentiert auch KENNEDY (1985) in einer Veröffentlichung über die Beziehungen zwischen Fischen und

ihren Parasiten. Ein Paradebeispiel aus der Parasitologie ist dafür der kleine Leberegel (*Dicrocoelium dendriticum*) (KENNEDY 1975, BOCH und SUPPERER 1982). Seine Metacercarien encystieren sich in den suboesophagealen Ganglien von Ameisen, die sich dann, statt in ihren Bau zurückzukehren, an der Spitze von Grashalmen festbeißen, und so vom Endwirt, einem Wiederkauer, aufgenommen werden können. Ein Beispiel aus der Fischparasitologie ist der Trematode *Ligula intestinalis*, der seinen 2. Zwischenwirt, in diesem Fall das Rotaugen, sterilisiert und so handicapt, daß die Haupttodesursache für so parasitierte Fische die selektive Aufnahme durch den Vogelendwirt ist, und kaum ein solcher Fisch älter als 18 Monate wird (SWEETING 1977, KENNEDY 1985). Zur engeren Verwandtschaft von *Apatemon cobitidis* gehört ein Parasit, *Tetracotyle phoxini*, den MATARÉ (1910) beobachtet. Er erklärt den starken Rückgang von im Gehirn mit diesen Metacercarien infizierten Elritzen über den Sommer damit, daß diese Fische bevorzugt Freßfeinden zum Opfer fallen. Allerdings findet er bei infizierten, von ihm gehaltenen Fischen keinerlei Krankheitsanzeichen oder Verhaltensabnormalitäten. ASHWORTH und BANNERMAN (1927) dagegen fanden bei ihren Elritzen, deren Gehirne mit *Tetracotyle phoxini* "vollgestopft" waren, zwar deutliche histologisch erkennbare pathologische Veränderungen der Gehirnssubstanz, aber ebenfalls keine Verhaltenstörungen.

ROTHSCHILD (1962) untermauert ihre schon angeführte Vermutung mit der Tatsache, daß "gewisse Cotylurini" ihren Wirt erblinden ließen oder sich in der Seitenlinie encystierten, so daß der Fisch den dort lokalisierten Sinn für Wasserbewegungen verliere. Eine andere Zyste führe zu Hyperpigmentation der Haut, wodurch der Fisch sehr viel leichter sichtbar wäre. SZIDAT (1969) beschäftigt sich ausführlich mit dieser Frage und kommt zu dem Schluß, daß alle Metacercarien, die Vogel als Endwirte haben, ihre 2. Zwischenwirte schwachen müssen, um ihren Zyklus vollenden zu können. Solche mit einem aquatischen Reptil als Endwirt dagegen brauchen sich nur in der Haut zu encystieren, da ja etwa ein Krokodil auch gesunde Fische leicht erbeutet. Allerdings

hatte auch SZIDAT (1924) bei stark mit *Diplostomum volvens* infizierten Fischen keine Verhaltensänderungen beobachten können, genauso wenig übrigens wie HOFFMAN und HUNDLEY (1957) bei ihren mit *Diplostomum baeri-eucaliae* infizierten Stichlingen. Andererseits fanden SZIDAT und NANI (1952) bei argentinischen Süßwasserfischen, die mit *Diplostomum mordax* oder *Tylodelphis destructor* infiziert waren, Erblindung und Abmagerung. Die Cercarien der beiden Arten befallen die Gehirnv ventrikel, die Lobi optici, das Kleinhirn und das Chiasma opticum, so daß eine amaurotische Erblindung zustande kommt. KENNEDY (1984) führt Untersuchungen über eine eventuelle durch *Diplostomum*- und *Tylodelphis*- Arten verursachte Zwischenwirtssterblichkeit durch, kann aber in statistischen Modellen nichts nachweisen, obwohl gerade *Diplostomum spathaceum* Blindheit, Gewichtsverlust und Verhungern herbeiführen kann, oder die betreffenden Fische zur leichteren Beute des Endwirts macht. ODENING (1970) nimmt es als sicher an, daß Möwen viel leichter einen durch viele Metacercarien (hier von *Cotylurus cucullus*, der sich auf die Leibeshöhle beschränkt) geschwächten Fisch erbeuten, vor allem, da die meisten Lachmöwen nicht tauchen, und deshalb auf kranke, an der Wasseroberfläche befindliche, oder tote Fische angewiesen sind.

Einig sind sich alle Autoren darin, daß eine starke Cercariose (wie die im Labor experimentell gesetzten Infektionen) zu gravierenden Verhaltensstörungen, wie Gleichgewichtsverlust oder Koordinationsstörungen führen kann. MENDHEIM (1939) glaubte sogar, daß im Gehirn "verirrte" Cercarien immer zum Tod der betreffenden Fische führen. Das vorzeitige Verenden ihres zweiten Zwischenwirtes ist aber sicher nicht Teil einer parasitären Strategie, da die Cercarien für den Endwirt noch nicht infektiös sind, und sich der Parasit somit die weitere Lebensgrundlage zerstören würde. Tatsächlich kommt es in der Natur auch nur äußerst selten zu Masseninfektionen mit Cercarien.

Es gibt nur wenige Untersuchungen, in denen versucht wurde, solche Hypothesen zu objektivieren, und auch diese kom-

men zu entgegengesetzten Aussagen. SOGANDARES-BERNAL et al. (1979) haben mit Hilfe statistischer Methoden untersucht, inwieweit *Ornithodiplostomum ptychocheilus* - Metacercarien (in Gehirn und Eingeweiden) die Ausdauer des Wirtsfisches beeinflussen. Sie fanden keinen Unterschied zwischen gesunden und kranken Fischen. Auch im Wachstum gab es keinen Nachteil für die parasitierten Fische. Sie untermauern ihr Ergebnis damit, daß es dem Parasiten mehr schade als nütze, wenn zuwenige zweite Zwischenwirte blieben, und damit, daß ein geschwächter Fisch für den Parasiten die Wahrscheinlichkeit erhöht, in einen "falschen" Endwirt zu geraten, der einen normalen Fisch nie erbeutet hätte und eine Sackgasse darstellt. Fraglich erscheint allerdings, ob gerade Ausdauer und Wachstum, die SOGANDARES-BERNAL et al. testeten, die einzigen relevanten Parameter in einem Jäger-Beute-System sind, oder ob nicht eine andere Verhaltensstörung mitwirkt. FOX (1965) kommt zu einem entgegengesetzten Ergebnis, als er fand, daß der Befall der Muskulatur mit *Bolbophorus confusus* - Metacercarien Regenbogenforellen weniger ausdauernd und wärmetolerant macht. RADABAUGH (1980) schließlich untersuchte mit Hilfe von Videoaufzeichnungen, ob sich das Schwarmverhalten von Elritzen ändert, deren Gehirne mit *Ornithodiplostomum ptychocheilus* - Metacercarien infiziert sind. Auch er fand seine Versuchsfische oberflächlich betrachtet völlig gesund. Es stellte sich dann aber heraus, daß Schwärme infizierter Elritzen leichter aufsplintern, weniger kompakt sind und sich häufiger dicht unter der Wasseroberfläche aufhalten, als Schwärme gesunder Fische. Alles das sind Verhaltensweisen, die das Erbeuten der Fische durch Wasservögel erleichtern. RADABAUGH schreibt diese Verhaltensänderung einer durch die Zysten im Lobus opticus und Cerebellum gestörten Sehfähigkeit und Seitenliniensensibilität zu, wobei seiner Meinung nach auch der durch Stoffwechselprodukte der Parasiten gestörte Gehirnmetabolismus eine Rolle spielt.

Aus all diesen Fakten läßt sich schließen, daß die Veränderungen, die digene Metacercarien bei ihrem 2. Zwischenwirt hervorrufen, oft sehr subtil sind und je nach der Rolle, die dieser Wirt im jeweiligen Ökosystem spielt, bzw. nach seiner

Lebensweise variieren. So ist es im Fall des sich auf seine Tarnung verlassenden Bodenfisches Mühlkoppe tatsächlich für den Parasiten sinnvoll, dessen Tarnfärbung zu stören und seine Reaktionsfähigkeit zu beeinträchtigen. Er darf aber den Fisch nicht so handicappen, daß dieser seine normalen Lebensfunktionen wie Nahrungssuche und Fortpflanzung nicht mehr wahrnehmen kann, da das dem Parasiten auf längere Sicht die weitere Lebensgrundlage entzieht. Um das zu beweisen, wären allerdings noch weitere Untersuchungen notwendig.

5.4 Zoogeographie

Für die Verbreitung von *Apatemon cobitidis* sind das gleichzeitige Vorkommen des Endwirts und der beiden Zwischenwirte sowie geologische und hydrologische Faktoren von Bedeutung, wobei diese Faktoren z.T. stark ineinandergreifen und zusammenwirken können.

Der erste Zwischenwirt, *Radix ovata*, kommt so ubiquitär vor, daß er außer an den Steilwänden überall in reichlicher Anzahl verfügbar ist.

Der zweite Zwischenwirt, die Koppe ist in St. Bartholomä, Königssee, am Christlieger und am Reitlgraben am häufigsten. Dabei sind Substrat und Bodenrelief von großer Bedeutung (BLESS 1983). An den genannten Orten ist ein ideales Biotop für Koppen zu finden, da sowohl Flachwasser und Versteckmöglichkeiten als auch ein aufgrund des warmen Wassers reichhaltiges Nahrungsangebot vorhanden sind. Im Malerwinkel, im Kessel und an der Schrainbachmündung sowie an den Steilufern vor Salet dagegen ist das Bodensubstrat zwar geeignet, der Seegrund fällt jedoch viel steiler ab, so daß Lebensraum und Nahrungsangebot auf Grund des in der Tiefe kalten Wassers stark eingeschränkt sind. An den Anlegestellen von Königssee und am ganzen Süden des Sees (südwestlich der Anlegestelle Salet) ist der Grund zwar flach, aber weichschlammig und vegetationslos und bietet den Koppen keinerlei Versteckmöglichkeiten, so daß sie hier auch weitgehend fehlen.

Das verstärkte Vorkommen des Endwirts, der Stockente, an den Anlegestellen von St. Bartholoma, Königssee und Salet ist auf gute Nahrungsquellen (flaches Wasser, Fütterung durch Touristen) und Nistplätze (besonders Reitlgraben) zurückzuführen. Somit ist dafür gesorgt, daß in diesen Gebieten reichlich infektiöses Material ins Wasser gelangen kann. Hier können sich auch die Enten durch Aufnahme befallener Koppen infizieren.

Für die unterschiedliche Verteilung des Parasiten im Königssee sind aber auch hydrologische Faktoren wie Wasserfälle mit Stromungen oder die Einmündung von Zuflüssen von Bedeutung. Eine Weiterentwicklung der Eier zum Miracidium ist nämlich nur unter bestimmten Bedingungen (ruhiges Wasser und Wassertemperaturen über 16°C) möglich, die in ähnlicher Weise auch für die Cercarien gegeben sein müssen. Besteht eine starke Stromung (Wasserfälle, Einmündung von Zuflüssen) wie das am Malerwinkel (Königsbach), Kesselbach und Schrainbach der Fall ist, werden die Eier, eventuell sich entwickelnde Miracidien und die auf aktive Invadierung eines Fisches angewiesenen Cercarien so in die Tiefe abgeschwemmt, daß eine Schneckeninfektion unwahrscheinlich wird. Diese aus den Hochläden des Nationalparks kommenden Zuflüsse führen zudem das ganze Jahr über Schmelzwasser mit einer Temperatur von nur 6 - 7°C (SIEBECK 1985), so daß eine Sonnenerwärmung des Königsseewassers an diesen Stellen über 15°C auch im Sommer nicht stattfindet. Das verlangsamt die Entwicklung zum Miracidium und zur Cercarie sehr stark, wenn sie nicht ganz unmöglich wird. ODENING (1980) stellt bei *Ichthyocotylurus*-Eiern unter 10°C Entwicklungsstillstand fest. Tatsächlich fand sich auch nur eine einzige infizierte Schnecke in diesen Gebieten. Wasserfälle und Schmelzwasserbäche können somit als eine natürliche Barriere für die Verbreitung des Parasiten angesehen werden.

Die Uferregionen um St. Bartholoma, Königssee, den Christligger und eingeschränkt (steileres Ufer) den Reitlgraben mit ihrem flachen, im Sommer über 20°C warmen Wasser und ih-

ren reichen Koppen- und Stockentenvorkommen bieten dem Parasiten jedoch optimale Lebensbedingungen.

Auch in der Literatur existieren Berichte, die den Zusammenhang Parasitenverteilung - Wirtsvorkommen - Umweltverhältnisse aufzeigen.

Im Spring Lake, einem Stausee in Illinois, USA, findet HUGGHINS (1956) in der Gegend von Wasservogelnistplätzen große Mengen mit Cercarien infizierter Schnecken. Welse (*Ameiurus melas*), die im Gebiet um die Kormorannistbäume gefangen wurden, zeigen hohe Infektionsintensitäten mit *Hystero-morpha trilobum* (Hughes), dessen Metacercarien sich unter der Haut auf der Muskulatur lokalisieren. Die Welse aus anderen Gegenden des Sees zeigen nur geringe oder keine Infektionen. Die Bedeutung auch hydrologischer Faktoren zeigt eine Veröffentlichung von VALTONEN (1977), die die Verteilung von *Cotylurus erraticus* bei Weißfischen (*Coregonus nasus*) an verschiedenen Stellen des finnischen Teils des Bott-nischen Meerbusens untersucht. Die im nördlichen Teil lebenden Fische sind stark infiziert, während nur einige wenige Fische aus dem südlichen Teil den Parasiten tragen. Der Grund liegt darin, daß der Nordteil ein extensives flaches Littoral aufweist, das den Zwischenwirtsschnecken einen idealen durch die gleichzeitig vorhandene Eutrophierung noch verbesserten Lebensraum bietet. Auch ist die Salinität des Wassers dort geringer, was, wie VALTONEN annimmt, den larvalen Stadien zugute kommt. Die Endwirte, Möwen, bevorzugen ebenfalls dieses Gebiet. Analog findet auch ODENING (1970) die stärkste Fischinvasion mit *Cotylurus cucullus* im Brackwasser, wo sich die Möwen zur Nahrungssuche sammeln.

6 Zusammenfassung

1. Bei Mühlkoppen (*Cottus gobio*) aus dem Königssee tritt weitverbreitet eine Infektion mit dem strigeiden Trematoden *Apatemon cobitidis* auf.
2. Der Parasit hat einen 3 - Wirte - Zyklus, bei dem die Schnecke (*Radix ovata*) der erste Zwischenwirt, die Koppe (*Cottus gobio*) der zweite Zwischenwirt und die Stockente (*Anas platyrhynchos*) der Endwirt ist. Dieser Zyklus konnte im Labor bestätigt und weiter aufgeklärt werden.
3. Das Krankheitsbild ist bei der Mühlkoppe durch das Auftreten von wandernden und encystierten Metacercarien in Leibeshöhle, Augen bzw. retrobulbärem Raum, Gehirn und vereinzelt in der Muskulatur und unter der Haut gekennzeichnet.
4. Histologisch sind bei noch wandernden Larven lymphohistiozytäre Reaktionen auffällig, während fertige Metacercarien, von einer bindegewebigen Wirtskapsel umgeben, reaktionslos im Gewebe liegen.
5. Das Vorkommen des Parasiten in Augenregion und Schädelhöhle führt zur Beeinträchtigung des Wirtsfisches dahingehend, daß Reaktionsschnelligkeit und Tarnfärbung gestört werden, während die Grundlebensfunktionen erhalten bleiben.
6. Die zoogeographische Verteilung des Parasiten in Koppen des Königssees hängt, neben der Eignung der jeweiligen Region für Koppen, vom Brut- und Futterverhalten des Endwirts, vom Lebensraum des ersten Zwischenwirts und von hydrologischen Voraussetzungen für die Wirtsfindung der Miracidien und Cercarien ab. Damit kann die unterschiedliche Invasionsrate bei Koppen der verschiedenen Königsseeregionen erklärt werden.

Summary

INVESTIGATIONS ON THE LIFE-CYCLE OF APATEMON COBITIDIS V. LINSTOW 1890 (TREMATODA) WITH SPECIAL CONSIDERATION OF THE SECOND INTERMEDIATE HOST, COTTUS GOBIO

1. Bullheads (*Cottus gobio*) from the alpine lake Königssee are widely infected with the strigeid trematode *Apatemon cobitidis*.
2. This parasite shows a three - host - cycle, the snail (*Radix ovata*) as first intermediate host, the bullhead (*Cottus gobio*) as second intermediate host and the mallard (*Anas platyrhynchos*) as final host. This cycle could be confirmed and described in more detailed experiments in laboratory.
3. Pathology in the bullhead is characterized by migrating and encysted metacercariae in body cavity, eyes, retro-bulbous space, brain and rarely in muscle tissues and subcutis.
4. Histologically lymphohistiozytic reactions may be observed around migrating larvae, while encysted metacercariae are situated on organ surface or in connective inflammatory tissue of head region without further reaction.
5. The occurrence of the parasite in the eye region and brain cavity does harm the fish insofar, that its ability to adapt its colour at the underground and its reaction to escape are disturbed, due to blindness, while its main life functions remain intact.
6. The zoogeographical distribution of the parasite in the Königssee depends on the suitability of the lake region for bullheads as well as on the breeding and feeding behaviour of the final host, the occurrence of the first intermediate host and hydrological conditions. The latter ones influence the ability of miracidia and cercariae to find a host. This can explain the variable degree of infection in bullheads at different localisations in the lake.

7 Literaturverzeichnis

- ASHWORTH F. und BANNERMAN J. (1927) : On a tetracotyle (T. phoxini) in the brain of the minnow - Trans. Roy. Soc. Edin. 55 (1), 159 - 171
- BLAIR D. (1973): Observations and experiments on some larval trematodes of freshwater snails and fish from Southern Iceland - J. Helminth. 47 (4), 406 - 414
- BLAIR D. (1976): Observations on the life-cycle of the strigeoid trematode *Apatemon gracilis* (Rudolphi 1819, Szidat 1928) - J. Helminth. 50 (2), 125 - 132
- BLAIR D. (1977): A key to cercariae of British strigeoids (Digenea) for which life-cycles are known, and notes on the characters used - J. Helminth. 51 (2), 155 - 166
- BOCH J. und SUPPERER R. (1983): Veterinärmedizinische Parasitologie, 3. Aufl., Paul Parey Verlag. Berlin u. Hamburg
- BRANDES G. (1890): Die Familie der Holostomiden - Zool. Jb. 5, 553 - 604
- BYKHOVSKAJA - PAVLOVSKAJA I. E. (1964): Key to parasites of freshwater fish of the USSR - Israel Program for scientific translations Jerusalem, Sivan Press
- CHUBB J.C. (1979): Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part II: Trematoda - Adv. Parasitol. 17, 141 - 313
- COMBES C. und NASSI H. (1977): Metacercarial dispersion and intra cellular parasitism in a strigeid trematode - Int. J. Parasitol. 7 (6), 501 - 504
- COMBES C. (1980): Atlas mondial des Cércaires - Mém. Mus. natn. Hist. Paris sér A. Zool. tome 15

CROCOMBE J. (1959): A survey of the parasites of certain freshwater fish in Glamorgan (Wales) and some notes on the life history of *Apatemon gracilis minor* - unpub.; M.Sc. thesis, University of Wales; zit. nach BLAIR D. (1976)

DAWES B. (1956): The Trematoda with special reference to British and other European forms - Cambridge 1956

DE JONG N. (1976): Helminths from the mallard (*Anas platyrhynchos*) in the Netherlands - *Neth.J. Zool.* 26 (2), 306 - 318

DUBOIS G. (1929): Les cercaires de la région de Neuchâtel - *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 53, 5 - 151

DUBOIS G. (1938): Monographie des Strigeida (Trematoda) - *Mém. Soc. Neuchât. Sci. Nat.* 6, 1 - 535

DUBOIS G. (1952): Systematique des Strigeida. Complément de la monographie - *Mém. Soc. Neuchât. Sci. Nat.* 8, 1 - 141

DUBOIS G. (1968): Synopsis des Strigeidae et des Diplostomatidae (Trematoda) - *Soc. Neuchât. Sci. Nat.*, Université, Neuchâtel Suisse

DUBOIS G. und NASSI H. (1977): Rédescription d'*Apatemon* (*Apatemon*) *graciliformis* Szidat 1928 (Trematoda: Strigeidae) précédée d'une note préliminaire sur son cycle évolutif - *Ann. de Paras. hum. et comp.* 52(5), 507 - 510

DUBOIS G. (1978): Méprise dans la recherche expérimentale du cycle vital d'*Uvulifer denticulatus* (Rud., 1819) (Trematoda: Diplostomidae) - *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 101, 69 - 70

EKLÜ - NATAY D.T. et al. (1985): Contribution à l'étude des cercaires du Lac Léman. I. Les furcocercaires - *Rev. Suisse Zool.*, 92, 915 - 926

- ERASMUS D.A. (1959): The migration of *Cercaria* X Baylis within the fish intermediate host - *Parasitol.* 49, 173 - 190
- ERASMUS D.A. (1962): Distribution of certain Strigeoid Trematodes in Great Britain - *Nature* 195, 828 - 829
- FERGUSON M.S. (1943): Migration and localisation of an animal parasite within the host - *J. Exp. Zool.* 93, 375 - 399
- FOX A.C. (1965): Some effects of strigeid metacercariae on rainbow trout (*Salmo gairdneri*) - *Trans. Am. Micr. Soc.* 84, 153
- GRUNER H.E. (1984): Lehrbuch der speziellen Zoologie. Wirbellose Tiere. 2. Teil - Gustav Fischer Verlag Stuttgart
- GVOZDEV E.V. (1950): Materialien über die Parasitenfauna der Fische des Markarkulseees - *Izv. AN Kaz. SSR. Ser. parazitol.* 8, 208 - 225 (russ.)
- HAUSMANN L. (1897): Über Trematoden der Süßwasserfische - *Rev. Suisse Zool.* 5, 1 - 42
- HENDRICKSON G.L. (1979): *Ornithodiplostomum ptychocheilus*: migration to the brain of the fish intermediate host, *Pimephales promelas* - *Exp. Paras.* 48, 245 - 258
- HIBIYA T. (1982): An Atlas of fish histology. Normal and pathological features - Kodansha Ltd. Tokyo - G. Fischer Verlag Stuttgart - New York
- HYSLOP E.J. (1982): The feeding habits of 0+ stone loach, *Ngemacheilus barbatulus* (L.) and bullhead, *Cottus gobio* (L.) - *J. Fish Biol.* 21, 187 - 196
- HOFFMAN G.L. und HUNDLEY J.B. (1957): The life cycle of *Diplostomum baeri-eucaliae* n. subsp. (Trematoda: Stigeidae) - *J. Parasitol.* 43, 613 - 625

HOFFMAN G.L. (1959): Studies on the life cycle of *Apatemon gracilis pellucidus* (Yamaguti) - Trans. Amer. Fish. Soc. 88, 96 - 99

HOFFMAN G.L. (1967): Parasites of N.A. freshwater fishes - Berkeley and Los Angeles

HUGGHINS E.J. (1956): Ecological studies on a trematode of bullheads and cormorants at Spring Lake, Illinois - Tr. Am. Micr. Soc. 75 (3), 281 - 290

JOHNSON K.A. (1971): The migration of *Cotylurus erraticus cercariae* (Trematoda: Strigeidae) in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and their effects on the host - J. Parasitol. 57(2), 244 - 251

KENNEDY C.R. (1975): Ecological Animal Parasitology - Blackwell Scientific Publications Oxford - London - Edinburgh - Melbourne

KENNEDY C.R. (1984): The use of frequency distribution in an attempt to detect host mortality induced by infections of diplostomatid metacercariae - Parasitology 89, 000 - 000

KENNEDY C.R. (1985): Interactions of fish and parasite problems: to perpetuate or pioneer? - Linn. Soc. Sym. Ser. no II, 1 - 19

KNAACK J. (1971): Zur Kenntnis des Entwicklungszyklus und der Biologie von *Uvulifer denticulatus* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Diplostomatidae) - Mitt. zool. Mus. Berlin 47, 3 - 20

KRITSCHER E. (1962): Ein unbekanntes Cercariaeum aus den Eiern von *Proteorhinus marmoratus* (Pallas) (Pisces, Gobiida) - Ann. Naturhist. Mus. Wien 65, 173 - 176

KRITSCHER E. (1983): Die Fische des Neusiedler Sees und ihre Parasiten. 5. Trematoda: Digenea - Ann. Naturhist. Mus. Wien 85 B, 117 - 131

VON LINSTOW O. (1889): Compendium der Helminthologie (Nachtrag) - Hannover

VON LINSTOW O. (1890): Beitrag zur Kenntniss der Vogeltaenien nebst Bemerkungen über neue und bekannte Helminthen - Arch. Naturgesch. 56, 171 - 183

LUHE M. (1909): Trematoden. aus: BRAUER A.: Die Süßwasserfauna Deutschlands, Verlag G. Fischer Jena

LYNCH J.E. (1933): The miracidium of *Heronimus chelydrae* Mac Callum - Quart. J. Micr. Sci. 76, 13 - 33

MACKO J.K. (1974): Platyhelminthen der Wildente - *Anas platyrhynchos* L. in der Slowakei (CSSR) - Helminthologia 15, 925 - 957

MARKEWITSCH A.P. (Kiev 1951, Jerusalem 1963): Parasitic fauna of freshwater fish in the Ukrainian SSR - Israel Program for scientific Translations, Jerusalem, Sivan Press

MATARÉ F. (1909): Über eine neue *Tetracotyle* im Hirn von *Phoxinus laevis* - Z. wiss. Zool. Leipzig 94, 488 - 540

MATTHEIS T. und ODENING K. (1980): Zur Rolle der Fische im Lebenszyklus der *Ichthyocotylurus* - Arten (Trematoda: Strigeidae) im Einzugsgebiet von Spree und Havel - Milu, Berlin 5(1/2), 261 - 278

MC DONALD M. (1981): Key to trematodes reported in Waterfowl - US Department of the Interior Fish and Wildlife Service Resource Publication 142, Washington D.C.

MENDHEIM H. (1939): Die fischfressenden Vögel und Säuger als Verbreiter parasitärer Fischkrankheiten - Fischerei-Ztg. 33, 42

MOLA P. (1912): Die Parasiten des Cottus gobio Linn. - Zbl. Bakt. 65, 491 - 504

NASIR P. und ERASMUS D. (1964): A key to the cercariae from British freshwater molluscs - J. Helminth. 38 (3/4), 245 - 268

NICOLL W. (1924): A reference list of the trematode parasites of British freshwater fishes - Parasitol. 16(2), 127 - 144

NITSCH G. und PLACHTER H. (1987): Atlas der Brutvögel Bayerns 1979 - 1983 - Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, München

ODENING K. (1960): Zur Großeinteilung der digenetischen Trematoden - Z. Parasitenk. 20, 170 - 174

ODENING K., MATTHEIS T. und BOCKHARDT I. (1970): Der Lebenszyklus von Cotylurus c. cucullus (Thoss) (Trematoda: Strigeidae) im Raum Berlin - Zool. Jb. Syst. Bd. 97, 125 - 198

ODENING K. (1971): Perspektiven der Cercarienforschung - Parasitol. Schriftenreihe, Bd. 21; VEB Gustav Fischer Verlag, Jena

ODENING K. und BOCKHARDT I. (1971): Der Lebenszyklus des Trematoden Cotylurus variegatus im Spree-Havel Seengebiet - Biol. Zbl. 90, 49 - 84

ODENING K. (1974): Verwandtschaft, System und zylo-ontogenetische Besonderheiten der Trematoden - Zool. Jb. Bd. 101, 345 - 396

OLSON R.E. (1970): The life cycle of *Cotylurus erraticus* (Rudolphi 1809) Szidat, 1928 (Trematode: Strigeidae) - J. Parasitol. 56(1), 55 - 63

PAVLOVSKY E.N. (1922): *Tetracotyle sogdiana* - a new parasite of the fish, *Schizothorax intermedius*, with a description of adhesive peritonitis produced by the parasite in its host - Parasitology 14, 309 - 314

PIESBERGEN F. (1886): Die Ekto- und Endoparasiten, von welchen die in der Umgebung von Tübingen lebenden Fische bewohnt werden - Jahreshefte d. Vereins f. vaterländische Naturkd. in Württemberg, 42, 73 - 86

RADABAUGH D.C. (1980): Changes in minnow, *Pimephales promelas* Rafinesque, schooling behaviour associated with infections of brain encysted larvae of the fluke, *Ornithodiplostomum ptychocheilus* - J. Fish Biol. 16, 621 - 628

RADABAUGH D.C. (1980): Encystment site selection in the brain inhabiting metacercariae of *Ornithodiplostomum ptychocheilus* (Trematoda: Strigeidae) - J. Parasitol. 66(1), 183-184

RATANARAT-BROCKELMAN C. (1974): Migration of *Diplostomum spathaceum* (Trematoda) in the fish intermediate host - Z. Parasitenk. 43, 123 - 134

REES F.G. (1932): An investigation into the occurrence, structure and life histories of the trematode parasites of four species of *Lymnaea* and *Hydrobia* in Glamorgan and Monmouth - Proc. zool. Soc. London 1932(1), 1 - 32

REMANE A., STORCH U. und WELSCH V. (1980): Systematische Zoologie. 2. Auflage. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York

RIEHL R. (1974): Fischparasit *Apatemon cobitidis* - Aqua Terra 8, 61, 288 - 291

ROMEIS B. (1968): Mikroskopische Technik - R. Oldenbourg Verlag München - Wien, 16. Auflage

ROTHSCHILD M. (1962): Changes in behaviour in the intermediate hosts of trematodes - *Nature* 193, 1312 - 1313

SCHÄPERCLAUS W. (1979): Fischkrankheiten. Bd. I und II. Akademie Verlag Berlin, 4. Auflage

SIEBECK O. (1985): Der Königssee. Eine limnologische Projektstudie - Nationalpark Berchtesgaden Forschungsberichte 5/1982, 2. Auflage

SIEWING R. (1985): Lehrbuch der Zoologie. Band 2 Systematik - 3. Auflage, Gustav Fischer Verlag Stuttgart

SMITH S.J. und HICKMAN J.L.: 2 strigeid trematodes, *Apatemon gracilis* (Rudolphi 1819) and *Diplostomum galaxiae* new species, which encyst in the freshwater fish *Galaxias auratus* Johnston in Lake Crescent, Tasmania - *Pap. Proc. R. Soc. Tasmania*, 117, 21 - 40

SMYLY W.J.P. (1957): The life history of the bullhead or Miller's thumb (*Cottus gobio* L.) - *Proc. zool. Soc. London* 128, 431 - 453

SOGANDARES-BERNAL F., HIETALA H.J. und GUNST R.F. (1979): Metacercariae of *Ornithodiplostomum ptychocheilus* (Faust 1911) encysted in the brains and viscera of red-sided shiners from the Clark-fork and Bitterroot Rivers of Montana: an analysis of the infected hosts - *J. Parasitol.* 65(4), 616 - 623

STEITZ E. und STENGEL A. (1984): Die Stämme und Klassen des Tierreiches. Eine Übersicht - Verlag Chemie Weinheim

ZUR STRASSEN O. (1911): Brehm's Tierleben. Allgemeine Kunde des Tierreiches. Erster Band: Vögel - Bibliographisches Institut, Leipzig und Wien

SWEETING R.A. (1977): Studies on *Aquila intestinalis*. Some aspects of the pathology in the second intermediate host - J. Fish Biol. 10, 43 - 50

SIIDAT L. (1934): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holostomiden I, II - Zool. Anz. 58, 299 - 314 und 61, 249 - 265

SIIDAT L. (1939): Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Strigea* - Z. Parasitenk. 1, 612 - 763

SIIDAT L. (1931): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holostomiden IV - Z. Parasitenk. 3, 160 - 172

SIIDAT L. und NANI A. (1952): Nota preliminar sobre una parasitosis grave de los pejerreyes producida por larvas de trematodos de la familia Diplostomidae Poirier 1886 que destruyen el cerebro de los peces - Rev. Med. Vet. Buenos Aires 34, 9 - 14

SIIDAT L. (1969): Structure, Development and behaviour of new strigeatoid metacercariae from subtropical fishes of South America - J. Fish Res. Bd. Canada, 753 - 786

VALTONEN T. (1977): Infestation of *Coregonus nasus* (Pallas) sensu Svardson in the Bothnian Bay, by larvae (*Tetracotyle intermedia* Hughes) of *Cotylurus erraticus* Rud. (Trem.) - Aquilo Ser. Zool. 17, 34 - 36

VOJTEK J., FOLKMANOVA B. und ERGENS R. (1954): Beitrag zur Kenntnis der Fischparasiten Sudmahrens - Acta Acad. Sci. Cechoslovenicae Basis Brunensis 26(4), 1 - 24

VOJTEK J. (1959): Beitrag zur Kenntnis der Helminthenfauna der Fische in der Umgebung von Komarno - Publ. Fac. Sci. Univ. Brno (Knikovna) 407, 437 - 467

VOJTEK J. (1964): Zur Kenntnis des Entwicklungszyklus von *Apatemon cobitidis* (Linstow 1890) - Z. Parasitenk. 24, 578 - 599

VOJTEK J. und VOJTKOVA L. (1971): Life cycles of trematodes of the order Strigeidida in Czechoslovakia - Scr. Fac. Sci. Nat. Ujep Brunensis Biol. 4(1), 303 - 312

VOJTEK J. (1972): Entwicklung der Metacercarien von *Apatemon cobitidis* (Linstow 1890) - Scr. Fac. Sci. Nat. Ujep Brun. Biol. 2, 91 - 106

VOJTEK J. (1973): Beitrag zur Kenntnis der inneren Anatomie des Trematoden *Apatemon cobitidis* (Linstow 1890) Vojtek 1964 - Scr. Fac. Sci. Nat. Ujep Brun. Biol. 2(3), 71 - 80

VOJTEK J. und VOJTKOVA L. (1974): Lokalisation der Trematoden *Apatemon cobitidis* (Linstow 1890) und *Holostephanus volgensis* (Sudarikov 1962) Vojtkova 1966, im Endwirt - Helminthologia 15, 633 - 641

VOJTEK J. und VOJTKOVA L. (1976): Lokalisation motolic *Apatemon cobitidis*, *Holostephanus volgensis* a *Cyathocotyle opaca* v definitivnim hostiteli - Scr. Fac. Sci. Nat. Univ. Brun. Biol. 6(1), 9 - 16

VOJTEK J. (1976): Einige ökologische Aspekte des Studiums der Entwicklungszyklen der Trematoden - Scr. Fac. Sci. Nat. Univ. Brun. Biol. 6(1), 1 - 8

VOJTKOVA L. (1959): Beitrag zur Kenntnis der Fischparasiten in den Flüssen Svitava und Svratka - Publ. Fac. Sci. Univ. Brno 401, 97 - 123

VOJTKOVA L. und VOJTEK J. (1978): Changes in the localisation of trematoda of the order Strigeididae (La Pue 1926, Sudarikov 1959 in the course of their development in the final host - Proc. of the 2nd Europ. Multocoll. of Parasitol. 1 - 6 Sept. 1975, Trogir, Yugoslavia

WELTON J.S. (1983): Food and habitat partitioning in two small benthic fishes, *Noemacheilus barbatulus* (L.) and *Cottus gobio* (L.) - Arch. Hydrobiol. 97 (4), 434 - 454

YAMAGUTI S. (1933): Studies on the helminth fauna of Japan Part I - Jap. J. Zool. 5, 1 - 134

YAMAGUTI S. (1940): Vergleichend-anatomische Studien der Miracidien - Z. Parasitenk. 11, 657 - 668

YAMAGUTI S. (1975): A synoptical review of life histories of digenetic trematodes of vertebrates - Keigaku Publishing Co., Tokyo

ZAJICEK D. (1971): Experimental infection of domestic birds by *Cotylurus strigeoides* Dubois 1958 (Trematoda: Strigeidae) - Folia Parasitologica (Praha) 18 (2), 113 - 118

ZAJICEK D. (1971): K Epizootologic motolic rodu *Apatemon* Szidat 1928 a *Cotylurus* Szidat 1928 (Trematoda: Strigeidae). U kachen na Jihoceskyh Rybnicnich Soustavach - Vet. Med. (Praha) 16(2), 53 - 60

ZANDT F. (1924): Fischparasiten des Bodensees - Zbl. Bakt. Abt. Orig. 92 (3/4), 225 - 271

ZSCHOKKE F. (1884): Recherches sur l'organisation et la distribution zoologique des vers parasites d'eau douce - Dissertation de l'Université de Paris, Leipzig

Herrn Prof. Dr. R. Hoffmann danke ich herzlich für die Überlassung des Dissertationsthemas und die jederzeit freundlich gewährte Unterstützung bei der Erstellung dieser Arbeit.

Ganz besonders möchte ich Herrn Dr. P. Scheinert für seine große Hilfe bei der Beschaffung des Untersuchungsmaterials und für die vielen praktischen Hinweise und die Unterstützung während der Anfertigung der Arbeit danken.

Herzlich gedankt sei auch den beiden Tauchern Herrn P. Gstöttl und Herrn G. Janousek, ohne deren Mithilfe bei der Beschaffung des Untersuchungsmaterials die Arbeit nicht möglich gewesen wäre.

Mein Dank für wertvolle Hilfe gilt auch allen Mitarbeitern des Institutes für Zoologie und Hydrobiologie der Universität München, insbesondere Frl. B. Klumpp für die geduldige Einweisung in die histologische Technik und Herrn W. Busch für die Betreuung der Versuchsfische und Schnecken.

Herzlich gedankt sei auch Herrn Prof. Dr. M. Hasslinger und seinen Mitarbeitern vom Institut für Parasitologie und Tropenmedizin, die mir ihre Laboreinrichtungen zur Verfügung stellten und jederzeit zu Rat und Hilfe bereit waren.

Dank schulde ich ebenfalls der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden und zwar insbesondere Herrn Forstdirektor Dr. H. Zierl, dem Leiter der Nationalparkverwaltung.

LEBENS LAUF

Johanna Christine Bibelriether, geboren am 12. Juni 1961 in München

Eltern: Dr. Hans Bibelriether, Forstdirektor
Gertraud Bibelriether, geb. Fischer, Hausfrau

Volksschule: 1967 - 1969 Volksschule Oberschleißheim/Kreis München
1969 - 1971 Volksschule Spiegelau/Kreis Freyung - Grafenau

Gymnasium: 1971 - 1980 Gymnasium Grafenau/Kreis Freyung - Grafenau

Abitur: 26. Juni 1980

Hochschule: WS 1980/81 - WS 1985/86 Studium der Tiermedizin an der Ludwig - Maximilians - Universität München

Staatsexamen: 11. November 1985

Approbation: 9. April 1986

Dissertation: ab 1. März 1986

